HALIOTIS

1983 - VOL.13



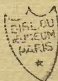
V° CONGRES
DE LA SOCIETE FRANÇAISE
DE MALACOLOGIE

ILE DES EMBIEZ (VAR-FRANCE)

5-7 SEPTEMBRE 1983

PUBLIÉ PAR LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE DE MALACOLOGIE

N° ISSN0397.765 X



SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE
fondée en 1969

SIEGE Social : 55, rue de Buffon, 75005 PARIS - Tél. 331-38-95

COMPOSITION DU CONSEIL D'ADMINISTRATION POUR L'ANNEE 1982

La Société Française de Malacologie a été fondée le 29 janvier 1969. Elle a pour but d'encourager, de développer toute étude concernant les Mollusques actuels et fossiles, de faciliter les relations entre les malacologistes et de les documenter sur les recherches en cours dans les différents laboratoires de France ou d'autres pays. L'association est dirigée par un Conseil d'Administration de douze membres élus pour trois années par l'Assemblée Générale ordinaire.

Les demandes d'adhésion sont ratifiées par le Conseil d'Administration ; aucune condition particulière n'est exigée pour être membre, personne physique ou personne morale. Le montant annuel de la cotisation sera, à partir de 1979, de 75 F pour les personnes physiques (non étudiants), 50 F pour les étudiants, 100 F pour les personnes morales (Laboratoire, Bibliothèques, Librairies, Sociétés ...), 10 F pour le bulletin "ELONA". Les demandes des anciens numéros d'Haliotis sont fixées à 100 F.

Chaque membre de la Société reçoit : 1°) la revue "HALIOTIS" (1 volume de 1 ou 2 numéros, séparés ou reliés, par an). 2°) le bulletin "ELONA" (1 numéro par an). 3°) des circulaires d'information. 4°) des circulaires bibliographiques (travaux malacologiques reçus au Siège social de la S.F.M.

Toute demande d'adhésion ou de renseignements doit être adressée au Secrétariat de la Société.

Directeur de la publication : le Président de la S.F.M.

Secrétaires de rédaction et Gérants du volume : Claude POIZAT et Nardo VICENTE.

Imprimé à Marseille
Faculté des Sciences et Techniques
St-Jérôme - 13013 Marseille

Dépôt légal : 1° trimestre 1984

ILLUSTRATION DE LA COUVERTURE EXTRAITE DE L'ARTICLE DE :

LOPEZ ALCANTARA, A, RIVAS P., ALONSO, M.R. et IBANES, M. (ESPAGNE)

IBERUS GUALTIERIANUS

HALIOTIS

1983 - VOL.13



Ve CONGRES DE LA SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE

ILE DES EMBIEZ (VAR-FRANCE)

5-7 SEPTEMBRE 1983

PUBLIÉ PAR LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE DE MALACOLOGIE

HALIOTIS

1983 - VOL.13



V° CONGRES

DE LA SOCIETE FRANÇAISE

DE MALACOLOGIE

ILE DES EMBIEZ (VAR-FRANCE)

5-7 SEPTEMBRE 1983

PUBLIÉ PAR LA SOCIÉTÉ FRANCAISE DE MALACOLOGIE

N° ISSN0397.765 X

COMITE D'HONNEUR

Yves SILLARD
Président directeur général
du Centre national pour l'exploitation des océans

Jean-Paul TROADEC
Directeur général de l'Institut Scientifique et Technique
des pêches maritimes

Paul RICARD
Président fondateur
de la Fondation océanographique Ricard

Jean-Charles ARNAUD
Président

Alain BOMBARD
Délégué général

PRESIDENTS

Pr.Nardo VICENTE
Président de la Société française de Malacologie

Pr. J. ALVAREZ
Président de la Société espagnole de Malacologie

COMITE D'ORGANISATION

Pr. Nardo VICENTE

Claude POIZAT
Vice - Président

Monique HENRY
Laboratoire de Biologie Marine
Faculté Marseille Saint-Jérôme

Henri MASSE
Maître de recherche au CNRS, Marseille, Endoume

Michèle PRELEUR
Fondation océanographique Ricard

Alain RIVA
Chargé de Recherches

André SEGUI
Secrétaire général

PATRONAGES

Centre national pour l'exploitation des océans
Institut scientifique et technique des pêches maritimes
Ministère des Relations extérieures
Ministère de l'Agriculture
Ministère de l'Education nationale
Secrétariat d'Etat à l'Environnement
Secrétariat d'Etat à la Mer

S O M M A I R E

Hommage à Marcel Prenant I

Adresse du Président III

Programme IX

Participants XIII

THEME I : BIOGEOGRAPHIE - ECOLOGIE 1

- DEWARUMEZ J.M. - Evolution de populations de Mollusques intertidaux en relation avec des modifications sédimentologiques sur le littoral de la mer du Nord 3

- GRUET Y.- Huîtres plates, *Ostrea edulis* Linné, rejetées sur la côte Sud-Ouest de l'île de Noirmoutier (Vendée) : un phénomène de type "catastrophique" 13

- DIDIER B. et RONDELAUD D.- Les effets d'un aliment composé sur la fécondité et la croissance de *Zonitoides nitidus* Müller 25

THEME II : ETHOLOGIE - SEXUALITE - CROISSANCE 29

- VAREILLE - MOREL C.- Les mouvements journaliers du Mollusque Prosobranche *Potamopyrgus jenkinsi* Smith. Etude sur le terrain et en laboratoire .. 31

- POIZAT C.- Opisthobranches interstitiels. Migrations nycthémérales. Données préliminaires 35

- BOULCH BLEAS. A propos du régime alimentaire d'*Haminea hydatis* (Linné, 1758),(Mollusque - Opisthobranche) 45

- BENMERADI N., FRENKIEL L. et MOUEZA M.- Relations ovulo-folliculaire chez *Patella coerulea* Lmk, au cours de la maturation de l'ovocyte. 53

- LUCAS A. et SHAFEE M.S. - Les calculs du rendement net de croissance : application à une population de *Chlamys varia* (Bivalvia) 59

THEME III : ANATOMIE - ULTRASTRUCTURE 67

- LE PENNEC M., LUCAS A. et PETIT H.- Etudes préliminaires sur un Mytilidae des sources hydrothermales du Pacifique 69

- LE PENNEC M. et PETIT H.- Etude de l'isthme palléal de *Ruditapes philippinarum*, Adams et Reeve (Bivalvia, Veneridae) au microscope électronique à balayage 83

- FRENKIEL L.- Caractères ultrastructuraux du muscle cruciforme chez *Donax trunculus* (Mollusque Lamellibranche Tellinacea). 91

THEME IV : BIOMINERALISATION 97

- LUCAS A. et HIGNETTE M.- Les concrétions rénales chez les Bivalves marins : Etudes anciennes et récentes.

- GRASSET M., POULICEK M., TRUCHET M. et VOVELLE J.- Composants accessoires de l'opercule protéique tanné de *Buccinum undatum* (L.) 115

- VOVELLE J. et GRASSET M.- Biominéralisation des dents radulaires chez *Dentalium dentalis* L. 123

- CUIF J.P., DENIS A., et RAGUIDEAU A.- Observations sur les modalités de mise en place de la couche prismatique du test de *Pinna nobilis* L. par l'étude des caractéristiques de la phase minérale 131

P O S T E R S : 143

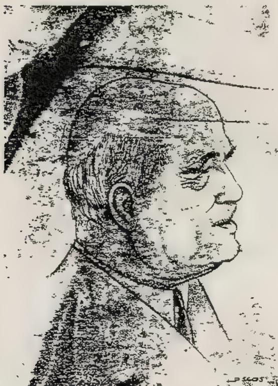
- LOPEZ ALCANTARA, A., RIVAS P., ALONSO M.R. e IBANEZ M.- Origen de *Iberus gualtierianus* modelo evolutivo 145

SUITE THEME I : (BIOGEOGRAPHIE - ECOLOGIE)

- REAL G. et REAL-TESTUD A.M.- Répartition en France d'*Helicella itala* (Linné, 1758) Gastéropode pulmoné terrestre 155

- REAL G. et REAL-TESTUD A.M.- Répartition en France de *Cernuella virgata* (Da Costa, 1778) Gastéropode pulmoné terrestre 163

HOMMAGE A MARCEL PRENANT



Un biologiste de grande envergure et un homme de coeur, Marcel PRENANT, vient de s'éteindre au début du mois de Juillet à l'âge de 90 ans. Professeur à la Sorbonne dès 1931, Histologiste par vocation, mais aussi et surtout Zoologiste dans la signification la plus progressiste de cette discipline, c'était tout autant un homme de terrain que de laboratoire. Sa grande connaissance des Invertébrés marins s'était forgée dès le temps où il était, de 1924 à 1928, Chef de Travaux à la Station biologique de Roscoff, et s'il s'est surtout fait connaître internationalement comme un spécialiste des Bryozoaires, sa contribution au domaine de la Malacologie est également considérable : pendant 35 ans il a consacré nombre d'articles à l'étude cytologique des dépôts calciques, du tube digestif et de la formation de la radula des Mollusques. Marcel PRENANT avait élevé la réflexion sur notre discipline à la dignité d'une philosophie et l'audience de "Biologie et Marxisme", traduit et diffusé dans tout le monde durant les années de l'avant-guerre en témoigne. Dans les années 60, il livrait une nouvelle lecture du même projet avec "Clés pour la Biologie" ; le vieil homme appréhendait alors "sans dogmatisme" mais avec le même enthousiasme et la même sagacité la terre promise de la biologie moléculaire. Chef d'Etat-Major des Francs Tireurs et Partisans, son engagement l'avait conduit sur les chemins de la déportation. Au moment du Lyssenkisme, il a été l'un des rares, avec Brachet, à placer la controverse sur le plan scientifique, démontrant que l'honnêteté et l'exigence indissociables de la démarche du chercheur, cette perpétuelle remise en cause, pouvaient servir de ligne de vie. Ainsi lui a-t-il été donné de conserver un cap qui n'a jamais dévié, et une vue du monde sans reniement. La Société Française de Malacologie s'honore en lui rendant hommage.



Jean VOVELLE

ADRESSE DU PRESIDENT DE LA SOCIETE FRANCAISE DE MALACOLOGIE

Messieurs les Présidents,
Chers Collègues, chers amis,

J'ai l'honneur, en tant que Président de la Société Française de Malacologie, d'ouvrir ce Ve Congrès de notre société ici, sur l'Ile des Embiez, à la Fondation Océanographique Ricard qui nous accueille dans ses locaux.

Qu'il me soit permis tout d'abord de souhaiter la bienvenue à notre collègue Président de la Société espagnole de Malacologie, le Professeur J. ALVAREZ, de même qu'aux participants étrangers nos amis, Algériens, Espagnols, Portugais et Tunisiens, en regrettant l'absence de nos collègues Italiens. Il est vrai que de nombreux congrès se déroulent au même moment en divers lieux et les malacologistes Italiens nous ont sans doute préféré le Congrès de l'Unitas Malacologica qui se tenait la semaine dernière tout près de chez eux à Budapest.

Bon nombre de nos collègues Français y étaient aussi, ce qui explique l'effectif modeste qui est le nôtre aujourd'hui. Mais si nous n'avons pas la quantité, nous avons du moins la qualité, les auteurs et les titres des communications en sont le garant.

Par ailleurs, il est bien connu qu'il vaut mieux être peu nombreux pour bien travailler.

La Société Française de Malacologie a atteint cette année l'adolescence avec 15 ans d'âge. Je vois d'ailleurs dans la salle ceux qui la conduisirent sur les fonds baptismaux et qui sont toujours fidèles au poste, ils en sont des piliers, je veux parler des Professeurs LUBET, LUCAS, TARDY et VOVELLE à qui la SFM est tellement redevable.

Le précédent congrès était d'ailleurs organisé à Brest en 1978 par mon ami Albert LUCAS et il était suivi d'un symposium franco-anglais. Cette année, outre le congrès, nous avons pensé à une rencontre méditerranéenne sur la conchyliculture. Cette rencontre est limitée aux pays de la Méditerranée occidentale pour cette année, encore que nos amis Italiens n'y participent pas. Mais fort heureusement, les deux principaux pays producteurs de moules, l'Espagne et la France sont là, et nous sommes heureux que l'Algérie et la Tunisie qui ont d'énormes potentialités en ce domaine aient pu se joindre à nous.

Les deux premières journées seront donc consacrées au congrès lui-même avec une grande variété de communications portant sur tous les aspects de la Malacologie concernant les Mollusques terrestres et aquatiques.

Quatre thèmes ont été retenus, regroupant :

1 - Biogéographie, Ecologie,
2 - Ethologie, Sexualité, Croissance,
3 - Anatomie, Ultrastructure,
4 - Biominéralisation.

Les deux derniers jours concernent le symposium de conchyliculture méditerranéenne.

Des rapports de portée générale sur l'état de la conchyliculture en Méditerranée, de la reproduction et du développement des Mollusques bivalves seront faits par le Dr RAIMBAULT et l'ISTPM et les professeurs LUBET et LUCAS.

Les communications porteront sur trois thèmes :

I. Reproduction - Croissance - Evaluation des stocks.

II. Relations trophiques - Parasitologie.

III. Ecophysiologie.

Mais rassurez-vous, il n'y aura pas que le travail sur l'île des Embiez durant ces quatre journées.

Vous aurez droit à des projections de films scientifiques et à des manifestations culturelles. Et puis et surtout, vous pourrez profiter tout à loisir du cadre exceptionnel de cette île qui est un joyau de la Méditerranée. En cette saison où les touristes commencent à la quitter vous pourrez encore goûter les plaisirs de la baignade dans les multiples criques plus agréables les unes que les autres qui peuplent les rivages de l'île. L'aspect terrestre n'est pas négligeable non plus.
Et puis, pour les sportifs, il y a des possibilités de footing et 10 courts de tennis les attendent. Mais, n'oubliez pas que vous êtes là en priorité pour parler de malacologie.

Je ne voudrais pas finir sans remercier tous ceux qui nous ont aidés dans l'organisation de cette manifestation.
Tout d'abord la Fondation Océanographique Ricard bien sûr, qui nous accueille comme elle le fit en 1976 pour le Colloque de la SFM que j'avais déjà eu le plaisir et l'honneur d'organiser. Sept ans après (sept ans déjà !), nous revoilà à nouveau à l'Observatoire de la Mer et je retrouve certains visages découverts alors.

Mes remerciements vont également à la Mairie de Six-Fours en la personne de son Maire, M. ESTEVE qui suit avec assiduité toutes les activités de la Fondation et qui nous aide toujours avec enthousiasme.

Que les grands organismes me pardonnent si j'ai d'abord cité les plus proches de nous. Il est évident que je me garderai de les oublier :
le CNEXO qui patronne une partie de nos recherches,
l'ISTPM intéressé au premier chef par le Symposium,
le Secrétariat d'Etat à la Mer qui a été l'un des premiers à nous aider financièrement,
l'U.E.R. de Recherche de la Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme où j'enseigne.

Tous les patronages obtenus honorent notre manifestation et montrent l'intérêt que portent les divers ministères à la recherche dans le domaine qui nous concerne

Je ne saurai oublier la Société RICARD qui permet à de jeunes chercheurs de pouvoir poursuivre leurs recherches au sein de la Fondation Océanographique Ricard et qui nous offre pour nous récompenser de nos efforts le repas de clôture le dernier jour de cette manifestation. Enfin je remercie toutes les personnes qui, au sein du comité d'organisation, m'ont aidé à préparer ce congrès. Je veux parler tout particulièrement du secrétariat de la Fondation Océanographique Ricard et mon ami Alain RIVA. Sans eux cette manifestation n'aurait pu voir le jour.

Professeur Nardo VICENTE

Señor Presidente,
Estimados colegas españoles,

Es para mi una gran alegria de haberle recibido en esta Isla del Mediterraneo, paraiso de los deportes nauticos.

En ȍcasion del quinto Congreso de la Socieda francesa de Malacologia mi gusto hubiese sido que vengan mas numerosos los espanoles, pero si no tenemos la cantidad por lo menos hay la cualidad.

¡ Y a los que se han hecho el animo de pasar la frontera y llegar hasta aqui, les digo que tengo mucho gusto de recibirles, "chapurreando" la lengua de Cervantes !

Pienso que aqui encontraran mucha simpatia y podran cambiar ideas sobre los temas del Congreso y del Symposio, dos manifestaciones que nos ocuparan durante estos cuatro dias.

A demas se encuentran aqui en el laboratorio de la Fundaccion oceanografica Ricard, donde trabajan cientificos formados en la Universidad de Marsella. Estos investigadores costituyen un pequeno equipo que va trabajando sobre problemas de acuacultura y poluccion.

Uno de ellos se interesa al metabolisme de los Mollusco Lamelibranquios, es Alain RIVA, el cual me ha ayudado a preparar este congreso. Tambien pueden aprobechar, en esta temporada muy calida, de los banos de mar al rededor de la Isla donde se encuentran unas calas muy parecidas a las de la Costa Brava.

Sin embargo no olviden que estamos aqui para hablar en primer lugar de malacologia, pero, tendremos tiempo para todo !

Pienso que su estancia se desarolla bien aqui en esta isla de nuestro mar a todos : el Mediterraneo.

Muy agredido por todas partes, tenemos el deber de protegerlo si queremos salvarlo, salvar nuestra civilizacion y mantener la vida que nos preocupa, a traves de los Moluscos que vanios estudiando durante estos cuatro dias.

Bienvenida y muchas gracias a todos.

El Presidente de la
Sociedad francesa de Malacologia
Profesor Nardo VICENTE



- Ci-dessus : Les congressistes devant l'entrée de la Fondation Océanographique Ricard, siège du Congrès.

- Ci-dessous : Ouverture du Congrès par le Président de la Société Française de Malacologie, le Professeur N. VICENTE, Le Président de la Société Espagnole de Malacologie, le Professeur J. ALVAREZ et le Président de la Fondation Océanographique Ricard Monsieur J.C. ARNAUD qui accueillait les Congressistes.



PROGRAMME

ACCUEIL DES PARTICIPANTS :

Lundi 5 septembre. Toute la journée à l'embarcadère du Brusc où seront distribués les badges. Installation des posters dans l'après-midi.
Inscription au secrétariat du Congrès pour les retardataires.

Mardi 6 septembre :

MATIN 9 h 30 Ouverture du Congrès.
Accueil et allocutions par le Président de la Société française de Malacologie : Pr. N. VICENTE, et le Président de la Fondation océanographique Ricard : M. J.C. ARNAUD.

10 h 45 Communications.

THEME I : Biogéographie - Ecologie.

Président de séance : Marcel MOUEZA

10 h 45 - 11 h. REAL-TESTUD A.M. et REAL G.
Répartition en France d'*Helicella itala* (L., 1758) et *Cernuella virgata* (Da Costa, 1778), Gastéropodes Pulmonés terrestres.

11 h - 11 h 15. DEWARUMEZ J.M.
Mollusques vasicoles et d'eaux saumâtres de la région de Dunkerque.

11 h 15 - 11 h 30. GRUET Y.
Huîtres plates, *Ostrea edulis* Linné, rejetées sur la côte Sud-Ouest de l'île de Noirmoutier (Vendée) : un phénomène de type "catastrophique".

11 h 30 - 11 h 45. DIDIER B. et RONDELAUD D.
L'élevage de *Zonitoides nitidus* Müller (Mollusque Pulmoné). A propos d'une nouvelle technique.

11 h 45 - 12 h 15. Discussion.

SOIR

THEME II : Ethologie - Sexualité - Croissance.

Président de séance : Jean TARDY.

14 h 30 - 14 h 45. VAREILLE-MOREL C.
Les mouvements journaliers et le comportement nutritionnel de *Potamopyrgus jenkinsi* (E.A. Smith, 1889), (Mollusque Prosobranche).

14 h 45 - 15 h. POIZAT C.
Opisthobranches intersticiels. Migrations nycthémérales.
Données préliminaires.

15 h - 15 h 15. BOULCH BLEAS D.
A propos du régime alimentaire d'Haminea hydatis (Linné, 1758), (Mollusque Opisthobranche).

15 h 15 - 15 h 30. BENMERADI N., FRENKIEL L., et MOUEZA M.
Relations ovulo-folliculaires chez Patella coerulea (Moll. Gast. Prosobranche).

15 h 30 - 15 h 45. SHAFEE et LUCAS A.
Le rendement net de croissance chez les individus d'une population de Chlamys varia (Bivalvia) de la rade de Brest.

15 h 45 - 16 h 15. Discussion.

18 h Réunion du Conseil d'Administration de la Société française de Malacologie.

21 h Projection de films scientifiques.

Mercredi 7 septembre : communications du Congrès.

THEME III : Anatomie - Ultrastructure

Président de séance : Jean VOVELLE.

MATIN

9 h 30 - 9 h 45. LE PENNEC M. et LUCAS A.
Etudes préliminaires sur un Mytilidae des sources hydrothermales du pacifique.

9 h 45 - 10 h. LE PENNEC M. et PETIT H.
Etude de l'isthme palléal de Ruditapes philippinarum, Adams et Reeve, (Bivalvia, Veneridae) au microscope électronique à balayage.

10 h - 10 h 30. Pause café.

10 h 30 - 10 h 45. FRENKIEL L. et MOUEZA M.
Etude ultrastructurale du muscle cruciforme des Tellinacea.

10 h 45 - 11 h. MAILLARD Y.
Sur divers aspects de la macromorphologie et du développement post-larvaire du test des Dreissenacés (Moll. Bivalve).

11 h - 11 h 30. Discussion.

SOIR

THEME IV : Biominéralisation.

Président de séance : J.P. CUIF.

14 h 30 - 14 h 45. LUCAS A.
Les concrétions des cellules rénales de Bivalves : études anciennes et récentes.

14 h 45 - 15 h. GRASSET M., POULICEK M., TRUCHET M. et VOVELLE J.
Composants accessoires de l'opercule protéique tanné de Buccinum undatum (L.).

15 h - 15 h 15. VOVELLE J. et GRASSET M.
Biominéralisation des dents radulaires chez Dentalium dentalis L.

15 h 15 - 15 h 30. CUIF J.P., DENIS A. et RAGUIDEAU A.
Etude des modalités de mise en place de la couche prismatique du test de Pinna nobilis L.(Mollusque Eulamellibranche), par observation des caractéristiques de la phase minérale.

15 h 30 - 16 h 30. Discussion et conclusions du Congrès.

18 h Embarquement pour le Brusc : réception par le Conseil municipal de Six-Fours-les-Plages.

LISTE DES PARTICIPANTS

ABADA-BOUDJEMA Yamina
Maître assistante
Laboratoire de biologie marine
Institut de biologie
U.S.T.H.B.
BP n° 9
DAR EL BEIDA   ALGER   ALGERIE

ALONSO ALONSO Rosario
Doctora en biologia, profesora de universidad
Departamento de Zoologia
Universidad de la Laguna
Tenerife
ISLAS CANARIAS   ESPANA

ALLOUI Neji
Chercheur tunisien
Laboratoire de Zoologie
Université de CAEN

ALONZO M.R.
Departamento de Zoologia
Université La Laguna
CANARIAS - ESPANA

ALVAREZ Julio
Pr. es Sciences biol.
C/ PINAR 19
MADRID 6   ESPANA

ARCHAMBAULT Joëlle
Université PARIS XII Laboratoire de microscopie analytique appliquée aux sciences de la terre
Avenue Général de Gaulle
94010 CRETEIL CEDEX

BAGHDIGUIAN Stephen
Laboratoire de Biologie Marine
Faculté des Sciences St-Jérôme
13014 MARSEILLE

BARNABE Gilbert
Maître assistant
Université des sciences et techniques du Languedoc
Station de biologie marine et lagunaire
Service aquaculture
Quai de la Dorade
34200 SETE

BARTOLI Pierre
Maître assistant
Laboratoire de zoologie marine
Faculté des sciences et techniques Saint-Jérôme
13397 MARSEILLE CEDEX 13

BEN MERADI Nacer-Eddine
Etudiant Post Graduant
Institut de biologie U.S.T.H.B.
BP n° 9
DAR EL BEIDA ALGER ALGERIE

BERTHOME Jean Paul
Biologiste
Institut scientifique et technique des pêches maritimes
Laboratoire cultures marines
BP 133 Mus de Loup
17390 LA TREMBLADE

BESNARD Jean Yves
Laboratoire de Zoologie
Université de CAEN

BLANC Françoise
Maître assistant
Laboratoire de zoogéographie
Université Paul Valéry
BP 5043
34032 MONTPELLIER CEDEX

BLEAS-BOULCH Danielle
Etudiante thèse 3ème cycle
Laboratoire de biologie et biochimie marines
IUT
Rue de Roux
17000 LA ROCHELLE

BODOY Alain
Associate professor
Faculty of marine sciences
King Abdul Aziz University
PO Box 1940
JEDDAH SAUDI ARABIA

Station marine d'Endoume
Rue Batterie des Lions
13008 MARSEILLE

BOLETZKI Sigurd
Chargé de recherche CNRS
Laboratoire Arago
66650 BANYULS SUR MER

BOROMTHANARAT Somsak
Etudiant
Laboratoire cultures marines
ISTPM Mus de Loup
BP 133
17390 LA TREMBLADE

BOUCHET Philippe
Maître assistant
Muséum
55, rue de Buffon
75005 - PARIS.

CUIF Jean-Pierre
Professeur
Laboratoire de Pétrologie sédimentaire et Paléontologie
Université PARIS XI ORSAY Bât. 504
91405 ORSAY CEDEX

DESLOUS-PAOLI Jean-Marc
Attaché de recherche
Laboratoire culture marine
ISTPM Mus du Loup
BP 133
17390 LA TREMBLADE

DEWARUMEZ Jean Marie
Chercheur
Station marine de Wimereux
BP 41 28, avenue Foch
62930 WIMEREUX

DIDIER Bernard
Assistant
U.E.R. Sciences Exactes et naturelles
123, avenue Albert Thomas
87060 LIMOGES CEDEX

FARITIET Eric
Laboratoire de Biologie Marine
Faculté des Sciences et Techniques St-Jérôme
13397 MARSEILLE CEDEX 13

FRENKIEL Liliane
Laboratoire de biologie marine
Institut de biologie USTHB
BP n° 9
DAR EL BEIDA ALGER ALGERIE

FERLIN Philippe
Directeur du projet régional
PNUD/FAO - MEDRAP
BP 863 TUNIS

ELOUARD Pierre
Professeur de géologie
27-43 Bd du 11 novembre
69622 VILLEURBANNE

GENDRON Françoise
Laboratoire de Biologie marine
Faculté des sciences et techniques Saint-Jérôme
Rue Henri Poincaré
13397 MARSEILLE CEDEX 13

GRASSET Michèle
Technicienne (thèse université)
Université P. et M. Curie
Laboratoire Histologie et Cytologie des Invertébrés marins
12, rue Cuvier
75005 PARIS

GRUET Yves
Maître assistant
Laboratoire de biologie marine
2, rue de la Houssinière
44072 NANTES

GUELORGET Olivier
Chargé de recherche CNRS
Université des sciences et techniques du Languedoc
Laboratoire d'hydrobiologie
Place Eugène Bataillon
34060 MONTPELLIER CEDEX

HENRY Monique
Laboratoire de biologie marine
Faculté des sciences et techniques Saint-Jérôme
13397 MARSEILLE CEDEX 13

HERAL Maurice
Chargé de recherche ISTPM
Laboratoire de cultures marines ISTPM
BP 133
17390 LA TREMBLADE

HIGNETTE Michel
Institut Océanographique
Aquarium
Principauté de Monaco

IBANEZ M.
Departamento de Zoologia
Université La Laguna
CANARIAS ESPANA

LAMOTTE Maxime
Professeur
Ecole Normale Supérieure
46 Rue d'Ulm
75005 PARIS

LE PENNEC Marcel
Maître assistant
Laboratoire de zoologie
Faculté des sciences
29283 BREST CEDEX

LOPEZ-ALCANTARA A.
Departamento de Paleontologia
Université de Grenade ESPAGNE

LUBET Pierre
Professeur
Laboratoire de zoologie
UER Sc. Vie
Université
Esplanade de la Paix
14032 CAEN CEDEX

LUCAS Albert
Professeur
Laboratoire de zoologie
Faculté des sciences
29283 BREST CEDEX

MAIGRET Jacques
Directeur de l'Aquarium de Monaco
Musée océanographique
Avenue St Martin
Monaco - ville
MC 98000 MONACO

MAILLARD Yves
Maître-assistant
Laboratoire de biologie marine
UER des Sciences de la nature
Université de Nantes
44072 NANTES CEDEX

MAITRE ALLAIN Thierry
Chercheur
I.S.T.P.M.
34200 SETE

MASSE Henri
Chercheur CNRS
Station marine d'Endoume
Rue Batterie des Lions
13007 MARSEILLE

MARTINET Pierre
Laboratoire de Biologie Marine
Faculté des Sciences et Techniques St-Jérôme
13397 MARSEILLE CEDEX 13

MEDHIOUB Nejib Mohammed
I N A T - Tunisie
Laboratoire de Zoologie
Université de CAEN

MONTEIL Assistant
U.E.R. Sciences Exactes et naturelles
123, avenue Albert Thomas
87060 LIMOGES CEDEX

MOUEZA Marcel
Maître assistant
Laboratoire de microscopie électronique
Institut national agronomique
EL HARRACH ALGER ALGERIE

OUTON Maria José
LA CORUNA - ESPAGNE

OUTON Carolina
LA CORUNA - ESPAGNE

PARACHE Alain
Chercheur troisième cycle
Station marine d'Endoume
13007 MARSEILLE

PETITJEAN Michel
Maître assistant
Université Paris VII
Laboratoire des systèmes biologiques
12, rue Cuvier
75005 PARIS

PLANTE-CUNY Marie-Reine
Chargée de recherche CNRS
Station marine d'Endoume
13007 MARSEILLE

POIZAT Claude
Faculté des sciences et techniques Saint-Jérôme
Laboratoire de biologie marine
13397 MARSEILLE CEDEX 13

POLANCO Elisa
Pathologiste
Conselleria de Pesca
Casa del mar
Se planta
LA CORUNA ESPANA

PORTERES Gilles-Arnaud
Etudiant thèse 3ème cycle
Laboratoire de biologie biochimie marines
IUT
Rue de Roux
17026 LA ROCHELLE CEDEX

RAIMBAULT René
Directeur de recherche ISTPM SETE
ISTPM
1, rue Jean Vilar
34200 SETE

REAL Anne-Marie
Assistant
Laboratoire de biologie des Invertébrés marins et Malacologie
55, rue de Buffon
75005 PARIS

REAL Guy
Biologiste
Institut universitaire de biologie marine
2, rue du Pr. Jolyet
33120 ARCACHON

RIVA Alain
Biologiste
Fondation océanographique Ricard
Ile des Embiez
83140 SIX FOURS LES PLAGES

RIVAS P.
Departamento de Paleontologia
Université de Grenade ESPAGNE

ROBERT Philippe
Parc national de Port-Cros
50, avenue Gambetta
83400 HYERES

RONDELAUD Daniel
Chef de travaux
Histologie
Faculté de médecine
2, rue du Dr Raymond Marchand
87032 LIMOGES

SAUBADE Anne-Marie
Chargée de recherche CNRS
207, avenue Président Robert Schuman
33100 LE BOUSCAT

TARDY Jean
Professeur
Université de Poitiers
UER Sciences fondamentales et appliquées
Laboratoire de biologie et biochimie marines
IUT
Rue de Roux
17026 LA ROCHELLE CEDEX

VAREILLE-MOREL Christiane
Assistante d'Université
Laboratoire de biologie expérimentale Groupe d'Hydrobiologie
UER Sciences Exactes et naturelles
123, avenue Albert Thomas
87060 LIMOGES CEDEX

VICENTE Nardo
Professeur
Laboratoire de Biologie Marine
Faculté des sciences et Techniques St-Jérôme
13013 MARSEILLE

VOVELLE Jean
Professeur
Laboratoire d'Histologie et Cytologie des Invertébrés marins
Université P. et M. Curie
12, rue Cuvier
75005 PARIS

ZIANO M.T.
Enseignante
Les Gayes
84490 SAINT SATURNIN D'APT.

THEME I

BIOGEOGRAPHIE - ECOLOGIE

Haliotis, 13, 1983
p. 3 à 12

EVOLUTION DE POPULATIONS DE MOLLUSQUES INTERTIDAUX EN RELATION AVEC DES MODIFICATIONS SEDIMENTOLOGIQUES SUR LE LITTORAL DE LA MER DU NORD

par

Jean-Marie DEWARUMEZ*

Station Marine de Wimereux - B.P. 41 - 62930 WIMEREUX

ABSTRACT : SOME EVOLUTION OF TIDAL MOLLUSC'S POPULATIONS IN RELATION WITH SEDIMENTO LOGICAL CHANGES ON THE FRENCH COAST OF NORTH SEA

A short coastal river (The Aa) causes the presence of species living in muddy sand and brackish waters on the high levels of the strand of Petit-Fort-Philippe, near Dunkirk. Since 1973 significant changes in the animals communities occured because of modification in the size of substratum's particles and especially of the fine one. So, large fluctuations of mollusc's density (*Cerastoderma edule* and *Hydrobia ulvae*) have been shown. The period 1973-1982 can be separated in two stages about content of fines particles : one stage of increase and the other one of decrease. The cause of these changes don't seem to be natural, it's possible to see influence of planning works near this strand. A chronic infestation of *Cerastoderma edule* by a parasite (Trematoda) induces some alterations in the structure of this species' population.

RESUME :

L'existence d'un petit fleuve côtier (l'Aa) détermine la présence d'espèces vasicoles et d'eaux saumâtres dans les niveaux supérieurs de la plage de Petit-Fort-Philippe, près de Dunkerque. Depuis 1973 des modifications importantes des peuplements animaux surviennent sur cet estran en raison de changements dans la granulométrie du substrat et notamment de la teneur en pélites. On peut ainsi noter des fluctuations non-négligeables de la densité des mollusques *Cerastoderma edule* et *Hydrobia ulvae*. La période 1973-1982 a ainsi pu être scindée en une phase d'envasement (augmentation des pélites) et une phase de dégraissement (diminution des pélites). La cause de ces changements ne semble pas être naturelle : il est possible de voir là une influence de travaux d'aménagement à proximité de cette plage. Il a, de plus été note des altérations dans la structure de la population de *Cerastoderma edule* qui semblent être dues à l'infestation chronique de cette espèce par un Trematode parasite.

KEY-WORD : populations, *Hydrobia ulvae, Corophium* spp, *Cerastoderma edule* parasitism, Trematoda, North Sea.

MOTS-CLES : populations, *Hydrobia ulvae, Corophium* spp, *Cerastoderma edule*, parasitisme, Trematode, Mer du Nord.

INTRODUCTION :

La région de Dunkerque a subi depuis les années 1960 une profonde mutation industrielle. De nombreux travaux ont été entrepris sur le littoral de la Mer du Nord. Un avant-port pour navires de 200 000 tonnes a été construit à quelques kilomètres à l'ouest de Dunkerque. Les travaux,dont le début date de 1971,se sont achevés en 1976. Parallèlement la

---

* Avec la collaboration technique de D. MENU.

construction d'une centrale nucléaire* a été entreprise à Gravelines. Ces travaux ont commen en 1973, les premiers essais de circulation d'eau de refroidissement datent de 1978 et la circulation est continue depuis mars 1979. Chacune des six tranches de la centrale nécessite un débit de 40 m^3/s. Le canal de rejet débouche à l'extrémité est de la plage de Petit-Fort-Philippe.

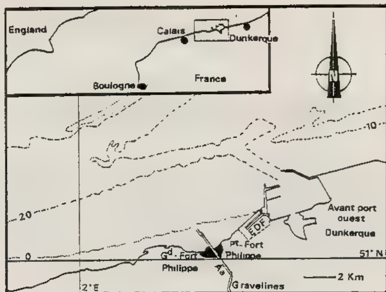


Fig. 1 - Carte de situation

L'estran de Petit-Fort-Philippe (Fig. 1) est caractérisé par la dessalure et l'enrichissement en vase que provoque le petit fleuve côtier, l'Aa, de part de d'autre de son embouchure. Ce fleuve a un débit maximal moyen que l'on peut estimer à 20 m^3/s (MARTENS et PROUDHON, 1976 L'embouchure est canalisée par deux digues jusqu'à la mer pour permettre l'accès des bateaux de pêche au port de Grand-Fort-Philippe. Les deux cent derniers mètres de ces digues sont à claire voie. Cette portion de digue a disparu au cours d'une tempête au cours de l'année 1978 L'estran de Petit-Fort-Philippe a une longueur de 4 km pour une largeur maximale de 2 km au niveau de l'embouchure de l'Aa. Cette plage est caractérisée par la présence d'une dune hydraulique parallèle à la côte. Cette dune dont la position oscille, en fonction des conditions météorologiques, de 200 m autour d'une position moyenne a une hauteur maximale de 2 m.

MATERIEL ET METHODES

La base de toute analyse bionomique est le prélèvement dont la surface doit avoir la taille minimale telle que la perte d'information due au prélèvement soit la plus faible possible. La surface échantillonnée est de 1/4 m^2. La prise de sédiment se fait sur une profondeur de 15 cm. Les prélèvements sont effectués à quatre niveaux caractéristiques de l'estran :

* Les résultats ont été obtenus grâce à l'aide financière apportée par EDF et le CNEXO (contrats CNEXO N°74/1124, 76/5238, 77/3748, 78/1970/13, 81/2531/B, 83/2829/B.)

- Haut niveau : hauteur supérieure à 4,5 m
- Moyen niveau supérieur : hauteur comprise entre 3 m et 4,5 m
- Moyen niveau inférieur : hauteur comprise entre 1,5 m et 3 m
- Bas niveau : hauteur inférieure à 1,5 m.

Le sédiment prélevé est tamisé dans des tamis de type DAVANT-SALVAT (1961) à vide de maille de 1 mm. Le refus de tamis est fixé au formol salé à 10 %. Des prélèvements sont effectués en vue de l'analyse granulométrique du sédiment. Les campagnes ont lieu régulièrement depuis 1973.

RESULTATS - DISCUSSION

Bionomie

Les analyses bionomiques ont permis de mettre en évidence deux types de peuplements sur l'estran de Petit-Fort-Philippe.

Le premier est typique de la plupart des estrans sableux de la région. Il est caractérisé par *Nerine cirratulus* et *Ophelia rathkei* dont on connait les affinités sabulicoles. Ces espèces sont accompagnées par les Amphipodes *Haustoridae* typiques des différents niveaux marégraphiques (SALVAT, 1967) et les mollusques *Macoma balthica* et *Cerastoderma edule* dont la présence atteste la dessalure occasionnée par l'Aa. Ce peuplement est établi sur des fonds à faible teneur en pélites : moins de 0,2 %.

Le deuxième peuplement est typiquement estuarien. *Hydrobia ulvae*, *Corophium arenarium* et parfois *C. volutator* sont les espèces caractéristiques ainsi que *Bathyporeia pilosa* que l'on rencontre couramment en compagnie de *C. arenarium* (LINCOLN, 1979). Ces espèces vivent dans un sédiment à forte teneur en pélites (supérieur à 2 %). Ce peuplement correspond tout à fait à ce qui est décrit par ailleurs (DESAUNAY, 1974 ; FISH J.D. et FISH S., 1974 ; FENCHEL et coll., 1977...). Notons que CHEVREUX et FAGE (1925) signalent déjà ce peuplement sur la plage de Gravelines : les mues de *Corophium* "forment des cordons littoraux d'une épaisseur considérable".

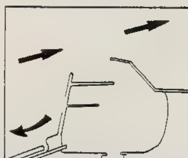
Evolution des peuplements

Depuis 1973 des changements affectent l'importance relative de l'extension spatiale des deux peuplements. Il s'agit en fait de modifications de la granulométrie et notamment de la teneur en fines des fonds sur lesquels ils sont établis. Enre 1973 et 1976 on a assisté à un envasement généralisé des niveaux situés entre la dune hydraulique et les hauts de plage (GREGOIRE, 1976 ; SOUPLET, 1977 et SOUPLET et coll., 1977) permettant l'extension du peuplement de type estuarien. Cet envasement était accompagné d'un dégraissement des bas niveaux de plage et du proche domaine subtidal (RICHARD et coll, 1978 ; SOUPLET et DEWARUMEZ, 1980). Cette situation est restée stable jusqu'en 1979. Signalons toutefois le recrutement important de *Cerastoderma edule* en 1977. En 1979, le dégraissement a gagné les

moyens niveaux supérieurs permettant ainsi à la population de *Cerastoderma edule* de s'étendre Le phénomène s'est encore accentué de 1980 à 1982. Le peuplement estuarien n'occupe plus maintenant qu'une étroite bande de 200 m en haut de plage (DEWARUMEZ, 1978 à 1982). De plus la dune hydraulique a éclaté en un ensemble de dunes et de bâches d'une largeur de 4 à 500 mètres.

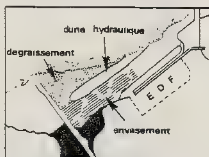
Ces modifications granulométriques correspondent exactement avec certaines phases des travaux de génie civil déjà cités. (Fig. 2).

Courants à PM + 1 H 30 (coeff.95) Influence de la digue Ouest



1973

1976

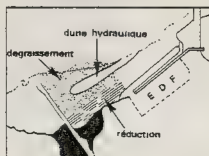


Le contre courant généré par la digue à marée haute provoque un dégraissement des bas niveaux et un engraissement des hauts niveaux.
En 1977 une population de coques s'implante dans les moyens niveaux.

Circulation d'eau de refroidissement de la centrale à un débit de 40 puis de 80 m3/s.
On assiste à un dégraissement des moyens niveaux supérieurs et à la réduction de l'aire de répartition des espèces de type "estuarien".

1979

1980



Le débit de la circulation d'eau de refroidissement de la centrale passe à 120 puis 160 m3/s.
La dune hydraulique éclate en un complexe de dunes et de bâches.
Les espèces estuariennes n'occupent plus qu'une bande de 200 m en haut de plage.
La population de coques s'étend aux hauts niveaux.

1981

1982

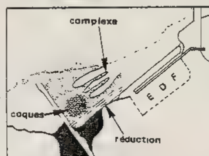


Fig. 2 : Evolution de la bionomie de la plage de Petit-Fort-Philippe

La première phase d'envasement est imputable à la construction de la digue de l'avant-port car la digue induit en période de flot (courant portant au N.E.) un contre courant au niveau

de la plage (BONNEFILLE et coll., 1969).
Le dégraissement de ces mêmes niveaux coïncide avec les différentes phases de mise en fonctionnement de la centrale nucléaire.
Il faut toutefois signaler la destruction de la portion à claire voie des digues de l'Aa en 1978. Les modifications granulométriques précédemment décrites ne peuvent être imputées à cette destruction du fait :

- de la non-simultanéité de la cause et des effets (décalage de plus de 9 mois !).
- de la nature même des digues (claire-voie).
- de l'effet inverse à celui qu'aurait dû produire la destruction. (accumulation en aval et non érosion).

Il est toutefois permis de penser que la disparition de la digue a eu un effet d'accumulation en aval (donc sur la plage de Petit-Fort-Philippe) qui a été nettement compensé par l'érosion due à la ciruclation d'eau.

Diagrammes rang-fréquence

On peut estimer qu'un phénomène modifie la structure d'un peuplement quand le diagramme rang-fréquence (FRONTIER, 1976 et 1983) change de forme.

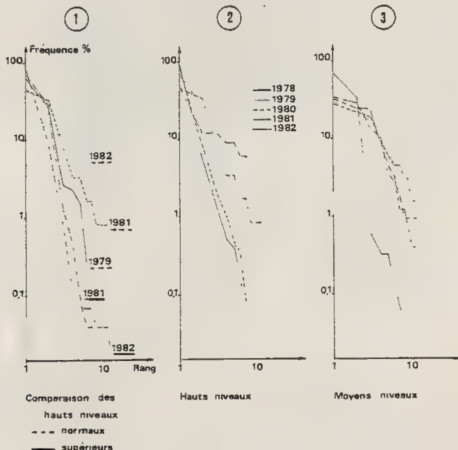


Fig. 3 : Diagrammes rang-fréquence des peuplements des niveaux supérieurs de l'estran.

Il apparaît (Fig. 3.3) que les moyens niveaux ont évolué dès 1979. La diversité augmente (Indice Shannon, H = 1,012 en 1978 et 2,702 en 1979) et cela se traduit par un changement de forme du diagramme qui devient nettement concave. En 1978 comme d'ailleurs les années précédentes, le peuplement était constitué de quelques espèces très abondantes à préférendum vasicole. En 1979 les conditions deviennent plus favorables et un grand nombre d'espèces s'installent. La forme du diagramme n'évolue plus jusqu'en 1982.
Les hauts niveaux montrent une évolution analogue mais avec un décalage dans le temps. Le changement a lieu entre 1980 et 1981 (Fig. 3.2), il s'agit là aussi d'une augmentation de la diversité (H = 1,274 en 1980 et 2,104 en 1981) grâce à l'élimination des fines du sédiment l'apparition d'espèces comme *Cerastoderma edule*, *Nerine cirratulus* et surtout *Ophelia rathke* en est la preuve.
Par contre, le peuplement à *Hydrobia ulvae* se trouve rejeté dans les plus hauts niveaux de l'estran les diagrammes rang-fréquence des hauts niveaux supérieurs (hauteur 5,5 m) en 1981 et 1982 sont tout à fait comparables à ceux des hauts niveaux des années précédentes (Fig. 3.1.). La diversité est faible (H = 0,589 en 1981 et 0,962 en 1982).

Evolution des densités de populations de mollusques

En 1975 les populations d'*Hydrobia ulvae* et de *Cerastoderma edule* étaient totalemen distinctes. On trouvait *H. ulvae* en haut niveau et *C. edule* en moyen niveau supérieur. (Fig. L'envasement des moyens niveaux supérieurs provoque la disparition de *C. edule* jusqu'en 1979 où la situation redevient analogue à celle de 1975. Depuis 1979 la population de *C. edule* s'es installée de plus en plus haut sur l'estran, cette espèce commence à coloniser les hauts niveaux et on ne la trouve conjointement à une population,faible il est vrai, d'*H. ulvae* qu'en 1981. Les densités de *Corophium arenarium* et *C. volutator* sont donnés pour mémoire.
La population d'*H. ulvae* est toujours très dense dans les hauts niveaux supérieurs comme le montre le tableau n° 1.

	Niveau	1975	1976	1978	1979	1980	1981	1982
Cerastoderma edule	4 m	16	-	-	92	48	320	144
	5 m	-	-	-	-	-	8	16
	5,5 m	-	-	-	-	-	-	-
Hydrobia ulvae	4 m	-	176	4324	-	8	-	-
	5 m	4140	8544	2892	8740	16	216	-
	5,5 m	-	-	-	-	-	9768	7588

Tableau 1 : Densités par mètre carré des populations de mollusques.

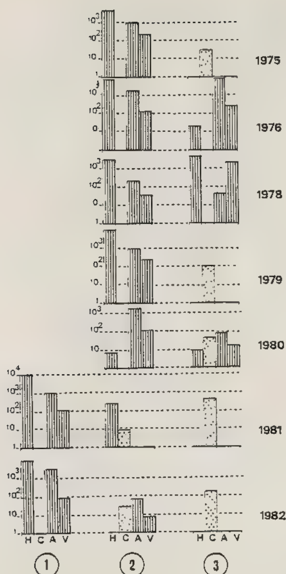


Fig. 4 : Evolution des populations animales des niveaux supérieurs de l'estran (densité par m²) H = *Hydrobia ulvae*, C = *Cerastoderma edule*, A = *Corophium arenarium*, V = *Corophium volutator*.
(1) = Très haut niveau + 5,5 m
(2) = Haut niveau 5 m
(3) = Moyen niveau supérieur 4 m.

Etude de la population de *Cerastoderma edule*

En 1977 un recrutement très important de *C. edule* a eu lieu sur toutes les côtes méridionales de la Mer du Nord. Depuis ce recrutement une population de coques s'est à nouveau établie sur la plage de Petit-Fort-Philippe. Depuis lors il s'est avéré que cette population présentait d'une manière chronique des irrégularités au niveau du recrutement (Fig. 5).

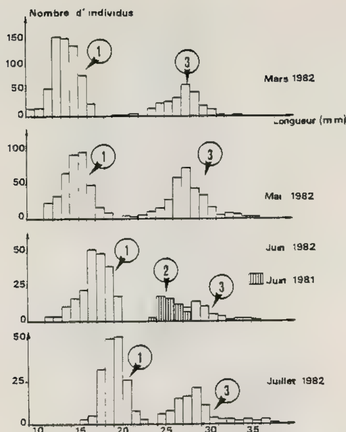


Fig. 5 : Suivi de la population de *Cerastoderma edule*

Quatre prélèvements successifs en 1982 montrent l'absence d'une cohorte, plus exactement celle des individus de deuxième année, donc nés en 1980. D'ailleurs, si l'on compare les résultats obtenus à la même période en 1981, on s'aperçoit que la seule cohorte échantillonnée cette année là s'insère parfaitement dans le vide entre les 2 cohortes de 1982.
Des études histologiques de la gonade des individus récoltés en 1982 mais aussi les années précédentes ont montré que la quasi-totalité des individus mâles récoltés en 1980 et 1982 présentaient des phénomènes de castration parasitaire. Ces phénomènes sont courants chez les bivalves (LUCAS, 1965 ; DEWARUMEZ, 1979). Les gonades sont envahies par un Trematode *Bucephalidae* qui provoque ainsi leur stérilisation. Des essais de fécondation artificielle ont tous échoués dès lors que le mâle utilisé était parasité.
Ainsi il est possible d'expliquer l'évolution de la population de *C. edule* depuis 1977 (Fig. 6)

N.B. - Il n'est fait ici aucune allusion à un quelconque effet thermique dans la mesure où pendant les huit premiers mois (donc bien après les premiers effets sur la granulométrie, l'eau rejetée n'était pas réchauffée.

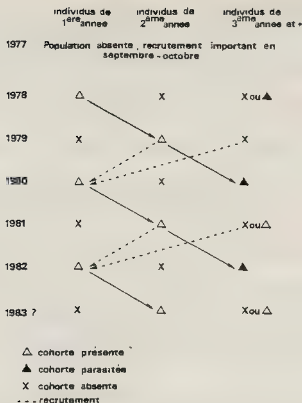


Fig. 6 : Historique de la population de *Cerastoderma edule*.

On peut mettre en évidence trois recrutements en 1977, 1979 et 1981. Ce schéma est confirmé par le faible recrutement en 1982 qui se traduit par un faible nombre d'individus de 1ère année en 1983.
Ces phénomènes de parasitisme n'empêchent toutefois pas la perennité de l'espèce dans la mesure où la durée du cycle du parasite semble être de 2 ans et que la durée de vie de *C. edule* est de 3 ans environ (à cause de la pêche à pied très importante) avec deux années de ponte. De plus ce phénomène ne semble être localisé qu'à la plage de Petit-Fort-Philippe. Dés prélèvements témoins effectués dans d'autres zones où les populations de coques sont importantes (Baie de Somme, Baie de Canche, Baie d'Authie) n'ont révélé aucune trace de parasitisme.

CONCLUSION

L'équilibre du milieu intertidal est très instable. Le devenir des populations animales est très étroitement lié aux conditions physiques du milieu. Ainsi notamment, toute perturbation capable de modifier les axes des courants marins et par là même d'influer sur les conditions générales de transports de sédiments sera à même de favoriser telle ou telle espèce qui se satisfera des nouvelles conditions. L'exemple donné par *Hydrobia ulvae* et *Cerastoderma edule*, espèces à affinités sédimentologiques incompatibles le montre bien.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BONNEFILLE, R., LEPETIT, J.P., GRAFF, M. et LEROY, J., 1971 - Nouvel avant-port de Dunkerque. Mesures en nature. *EDF - Etudes et Recherches*, Rapport n° 3, 35 p.

CHEVREUX, E., FAGE, L., 1925 - *Faune de France n° 9 - Amphipodes*. Librairie de la Fac. Sc. Paris, 488 p.

DAVANT, P., SALVAT, B, 1961 - Recherches écologiques sur la macrofaune intercotidale du Bassin d'Arcachon - I - Le milieu physique. *Vie et Milieu*, XII (3), 405-471.

DESAUNAY, Y, 1973 - Rapport de l'étude sur l'écologie et la productivité de la Canche. I.S.T.P.M., 51 p.

DEWARUMEZ, J.M., 1978 à 1982 - Le domaine benthique. *In* : Etude écologique du site de Gravelines. *E.D.F. - C.N.E.X.O. - S.M. Wimereux*, rapports.

DEWARUMEZ, J.M., 1979 - Etude biologique d'*Abra alba*, WOOD, (Mollusque lamellibranche) du littoral de la Mer du Nord. *Thèse 3ème cycle, Univ. Sci. et Techn. Lille*, 139 p, 23 annexes.

FENCHEL, T., KOFOED, L.H. et LAPPALAINEN, A., 1975 - Particle size selection of two deposit feeders : the Amphipod *Corophium volutator* and the Prosobranch *Hydrobia ulvae*. *Marine Biology*, 30, 119-128.

FISH, J.D. et FISH S., 1974 - The breeding cycle and growth of *Hydrobia ulvae* in the Dovey Estuary. *J. mar. Biol. Ass. U.K.* 54, 685-697.

FRONTIER, S., 1976 - L'utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes *J. Rech. Oceanogr.* 1 (3), 35-48.

FRONTIER, S. et coll., 1983 - *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. Collection Ecologie, 17. Masson éd. Paris, 494 p.

GREGOIRE, A., 1976 - Etude de la macrofaune intertidale de la région de Gravelines (Nord). *D.E.A. Univ. Sci et Techn. Lille*. 111 p.

LINCOLN, R.J., 1979 - British Marine *Amphipoda : Gammaridae*. British Museum, 658 p.

LUCAS, 1965 - Recherche sur la sexualité des mollusques bivalves. Thèse d'état. *Faculté des Sciences de Rennes*. 135 p.

MARTENS, J.L. et PROUDHON, F., 1976 - Pollution du littoral Calais-Gravelines-Dunkerque. Estimation des apports telluriques au milieu marin. *IRCHA-SECADU*, 51 p.

RICHARD, A., SOUPLET, A., DEWARUMEZ, J.M. et VANDORPE B., 1978 - Le littoral de la Mer du Nord ; les problèmes d'environnement liés à l'industrialisation et aux aménagements portuaires. *Colloque Franco-Japonais de Géographie, Dunkerque*, 6.X.78, C.N.R.S., 489-499.

SALVAT B., 1967 - La macrofaune carcinologique endogée des sédiments meubles intertidaux (Tanaïdacés, Isopodes et Amphipodes). Ethologie, Bionomie et Cycle biologique. *Thèse d'etat - Faculté des Sciences, Paris*, 275 p.

SOUPLET, A., 1977 - Le domaine benthique. *In* : Etude écologique du site de Gravelines. *EDF, CNEXO et S.M. Wimereux*.

SOUPLET, A. DEWARUMEZ, J.M., 1980 - Les peuplements benthiques du littoral de la région de Dunkerque. *Cah. biol. mar.*, 21, 23-39.

SOUPLET, A., DEWARUMEZ, J.M., BOUGARD, M., BRYLINSKI, J.M. et RICHARD A., 1977 - Utilisation de l'indice de Shannon et de l'équitabilité pour dégager l'influence de facteurs du milieu dans les zones littorales de la Manche et de la Mer du Nord. *Bull. Soc. Zool. France*, Supplt. 102.

Haliotis, 13, 1983
p. 13 à 24

HUITRES PLATES, *OSTREA EDULIS* LINNE, REJETEES SUR LA COTE SUD-OUEST DE L'ILE DE NOIRMOUTIER (VENDEE) : UN PHENOMENE DE TYPE "CATASTROPHIQUE".

par
Yves GRUET

Laboratoire de Biologie marine, U.E.R. des Sciences de la Nature
2, rue de la Houssinière, 44000 - NANTES

ABSTRACT : FLAT OYSTER *OSTREA EDULIS* LINNE THROWN AWAY ON THE SOUTH-WEST COAST OF THE ISLAND OF NOIRMOUTIER (VENDEE) : AN EVENT OF CATASTROPHIC TYPE.

Some flat oysters *(Ostrea edulis)* were collected after a storm in the tidal delta of Fromentine. Biometric parameters of the shells are outlined and compared with those cited in the literature. The greater number of these oysters was always alive. But, the shells show a strong wear especially in the width. This was the result of an unusual transfer across sand-banks. Some hypothesis is about the recurrence of this phenomenon and about accumulation of these oysters, can perhaps help the consideration of palaecologists.

RESUME :

Un lot d'huîtres plates *(Ostrea edulis)* a été récupéré dans le delta de marée de Fromentine après un coup de vent. Les caractéristiques biométriques des coquilles sont analysées et comparées avec celles citées dans la littérature pour cette espèce. Bien que ces huîtres fussent en majorité encore vivantes, l'état d'usure de la coquille notamment de sa largeur indique un transport inhabituel au travers de bancs sableux. Des hypothèses quant à la répétition de ce phénomène et quant à l'accumulation de ces huîtres dans une zone particulière peuvent peut-être aider à certaines interprétations par les paléoécologistes.

MOTS CLES : Mollusque, huître plate, tempête, faune associée, paléoécologie

KEY-WORDS : Mollusca, flat oyster, storm, associated fauna, palaecology

INTRODUCTION :

L'huître plate, *Ostrea edulis*, est indigène sur les côtes de l'Europe du nord jusqu'à celles du Maroc en incluant le bassin méditerranéen. Connue depuis très longtemps, l'homme la ramassait à basse mer ou en dragage. Les romains les appréciaient et en transportaient loin à l'intérieur des terres. Plus récemment, entre Vilaine et Gironde la récolte des huîtres plates a été à l'origine des buttes anthropiques de Saint-Michel-en-l'Herm (TERS et VERGER, 1959), de Beauvoir-sur-mer et de Bourgneuf-en-Retz. La majorité des bancs naturels exploités se situaient au débouché d'estuaires ou dans des baies comme celle de l'Aiguillon ou de Bourgneuf-en-Retz, encore dite "Baie de Bretagne". Ces gisements naturels furent régulièrement et systématiquement exploités, souvent même surexploités au 19ème et au début du 20ème siècle.

La culture, c'est-à-dire l'élevage organisé débuta à la fin du siècle dernier. Dans la région, seule la zone du Croisic était vouée à l'ostréiculture (ROCHE, 1898). Il faut attendre la fin de la deuxième guerre mondiale pour constater un développement de l'ostréiculture en baie de Bourgneuf (SAINT-FELIX et coll., 1983). Suite aux épizooties qui ont atteint l'huître plate à partir de 1920, l'huître portugaise *Crassostrea angulata* introduite accidentellement dans l'estuaire de la Gironde vers 1868, (RANSON, 1951) prit le relai d'*Ostrea*

edulis. Récemment (1969-70), l'huître portugaise fut atteinte de deux épizooties et relayée par l'huître japonaise *Crassostrea gigas* importée massivement sous forme de naissain du Japon (GRUET et coll., 1976) et d'huîtres "mères" du Canada.

Mais, ces changements dans l'élevage des huîtres, survenus depuis le début du siècle, ne doivent pas faire oublier qu'en réalité, les différentes espèces coexistent dans le milieu naturel. Elles n'y occupent pas exactement les mêmes biotopes ou en tous cas pas les mêmes profondeurs. Ainsi, l'huître plate, contrairement aux deux autres espèces, vit plutôt au bas de l'estran et au-dessous du niveau des basses mers par quelques mètres de fond. Depuis 1973 je vais régulièrement dans le delta de Fromentine où en 1974 puis en 1978, j'ai pu observer des quantités non négligeables d'huîtres plates rejetées "encore vivantes" sur la côte sableuse du sud-ouest de l'île de Noirmoutier. Il m'a paru intéressant de préciser la localisation et les conditions probables de ces rejets, ainsi que la nature de ces populations d'huîtres plates.

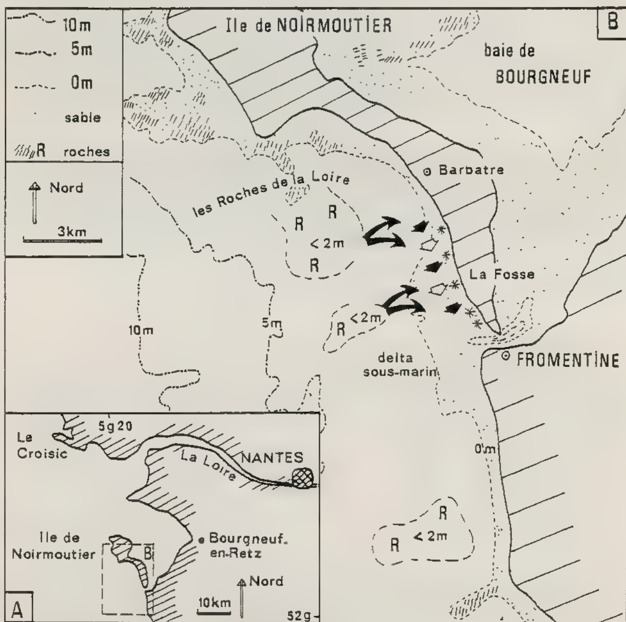


Fig. 1 - Situation générale (1) et plus détaillée (B) de la zone étudiée. Localisation (*) et trajectoire supposée (flèches) des huîtres.

LOCALISATION ET CONDITIONS GENERALES DE LA ZONE ETUDIEE

La zone étudiée est située au sud-ouest de l'île de Noirmoutier, à l'écart de la région ostréicole de la baie de Bourgneuf (fig. 1). Cette baie n'est pas complètement fermée au sud où elle communique avec l'océan par le goulet de Fromentine. A l'ouest de ce goulet, le delta de marée ou delta sous-marin de Fromentine présente certains caractères originaux soulignés par VERGER (1963) : d'une part la nette dominance du jusant sur le courant de flot (en force, durée et volume), d'autre part des fonds situés dans la zone des marées pour plus des deux tiers. La marée a une amplitude de 5 à 6 mètres en vive-eau. Un "panache de turbidité" délimite nettement le delta de marée et sa bordure (VERGER et DEMATHIEU, 1973). Au nord les roches connues (Roches de la Loire) sont des calcaires Eocène. Dans le delta lui-même, en zone intertidale, les Roches dites de La Fosse sont aussi calcaires. D'importants récifs d'Hermelles (GRUET, 1982) y sont implantés. Mais, dans l'ensemble la zone du delta et celles qui le bordent au nord comme au sud, offrent un sédiment meuble de sable fin ou moyen. Cette côte est exposée aux vents de secteur ouest qui sont les plus fréquents et surtout les plus violents, notamment de novembre à mars lors des tempêtes d'hiver. Les houles peuvent alors y déferler avec violence. Après ces "coups de vent", des algues en épaves, des restes d'animaux, etc...s'accumulent sur l'estran du delta, en provenance soit de la baie de Bourgneuf, soit de la côte nord-ouest de l'île de Noirmoutier d'où les courants de la dérive littorale portent au sud. Les huîtres plates trouvées échouées le 8 février 1974 et le 15 décembre 1978, s'étalaient sur l'estran sableux entre Barbâtre et le goulet de Fromentine (fig. 1) après des tempêtes.

CONDITIONS METEOROLOGIQUES PRECEDANT LES REJETS

Les figures 2 et 3 indiquent clairement que les journées précédant les rejets furent marquées par de mauvaises conditions météorologiques : baisse de la pression barométrique (au-dessous de 1 000 et même de 990 millibars) et augmentation de la vitesse du vent (moyennes journalières proches de 10 m par seconde). La direction du vent venait du secteur ouest nord-ouest en 1974 et du secteur sud-ouest en 1978 (fig. 3). Les coefficients de marées variaient d'environ 60 à 110 entre le 4 et 7 février, d'environ 68 à 83 du 11 au 14 décembre 1978.

Parmi ces conditions dont certaines sont interdépendantes, la baisse de pression barométrique accompagnée d'une forte vitesse du vent, caractérise les coups de vents d'hiver assez fréquents sur les côtes du Golfe de Gascogne. Elles ne paraissent pas vraiment exceptionnelles, bien que la tempête de décembre 1978 ait été très forte allant jusqu'à occasionner la rupture d'une digue en baie de Bourgneuf. La violence du phénomène est probablement liée à certaines caractéristiques des houles du moment. Malheureusement les modalités d'action et les paramètres des houles à proximité des côtes restent peu ou mal connues.

LA POPULATION D'HUITRES ECHOUEES ET SES CARACTERES BIOMETRIQUES

Les huîtres furent ramassées probablement moins de 4 jours après arrachage de leur fond d'origine. Seul le rejet de 1978 fait l'objet de l'étude biométrique. Elles étaient réparties sur l'estran entre la rupture de pente habituelle des plages sableuses et la laisse des hautes mers. Eparpillées entre Barbâtre et le goulet de Fromentine, elles étaient plus abondantes près de ce goulet où algues et coquillages ont habitude de s'accumuler. Malgré les traces très nettes d'usure ne permettant plus la fermeture parfaite des coquilles, les animaux étaient encore vivants ce qui indique un transport rapide et brutal. Mais, ils étaient

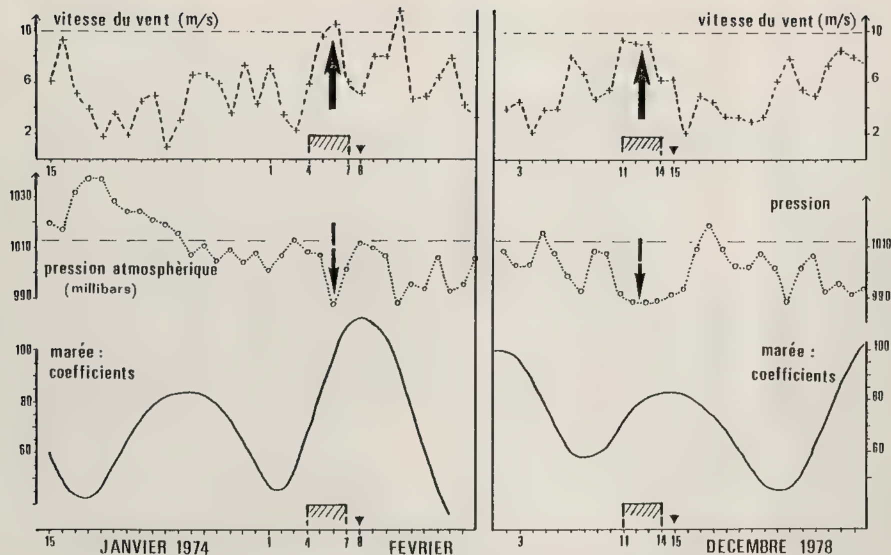


Fig. 2 - Données météorologiques précédant les rejets d'huîtres en 1974 et 1978.

déjà la proie des Oiseaux et de l'homme. Quinze jours plus tard, il n'en restait que peu de traces, certaines coquilles étant rejetées en laisse de haute mer, les autres éparpillées et ensevelies surtout au niveau de la rupture de pente de la plage sableuse. Beaucoup d'entre elles étaient encore valves jointes, mais certaines étaient déjà séparées. Il faut noter la solidité et la longue conservation du ligament des huîtres, parfaitement retrouvé chez des coquilles gallo-romaines par exemple. Néanmoins, on peut penser que seules les huîtres qui subiront un ensevelissement assez rapide, à l'échelle hebdomadaire ou mensuelle seront conservées valves jointes. Ces conditions étaient alors réunies juste qu nord du goulet où la plage sableuse avance comblant un chenal parallèle à la côte (GRUET, 1982).

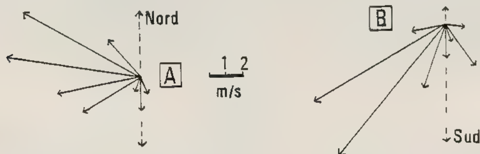


Fig. 3 - Directions et forces moyennes du vent du 4 au 7 février 1974 (A) et du 11 au 14 décembre 1978 (B).

1 - Caractères biométriques

L'huître plate *Ostrea edulis* est fixée au substrat par une valve nettement concave: la valve inférieure ou valve gauche. L'autre valve presque plane est la valve supérieure ou valve droite. La terminologie des mensurations possibles varie selon les auteurs. La distance séparant le crochet dorsal du bord ventral est appelé longueur (MARIN, 1971) ou hauteur (GALTSOFF, 1964) ou encore diamètre umbono-palléal (LAURAIN, 1971). La distance séparant le bord antérieur du bord postérieur est appelée longueur (GALTSOFF, 1964) ou largeur (MARIN, 1971) ou encore diamètre antéro-postérieur (LAURAIN, 1971). Quant à l'épaisseur des deux valves jointes (MARIN, 1971), elle est parfois nommée largeur (GALTSOFF, 1964). Dans ce travail, nous avons retenu la terminologie de GALTSOFF pour la hauteur et la longueur, celle de MARIN pour l'épaisseur. Le poids P mesuré ici s'entend l'huître vide, valves jointes. Pour donner une idée de l'allongement, on calcule le rapport H/L de la hauteur sur la longueur. Un indice de forme de la coquille peut être établi. Pour GALTSOFF (1964) l'"index of shape" est obtenu en divisant la somme de H plus E par L.

Les histogrammes de fréquences des différents paramètres retenus sont tracés sur la figure 4. A l'exception des poids, tous ces paramètres sont distribués selon le type unimodal indiquant que la population rejetée serait homogène avec prédominance d'une classe de taille sur les autres. Les moyennes et valeurs modales sont répertoriées dans le tableau 1. Si l'on compare ces paramètres entre eux et avec ceux d'autres populations connues, on remarque surtout une forte épaisseur des huîtres et un allongement assez significatif de la hauteur. La forte épaisseur différencie assez bien les huîtres sauvages des huîtres d'élevage. L'allongement des huîtres avec une moyenne du rapport H/L de 1,23 pourrait être dû à des conditions de croissance en bancs ou crassats. Mais, tel n'est sûrement pas le cas ici où, comme on le verra plus loin, les huîtres étaient isolées. Il faut y voir l'effet de l'abrasion préféren-

tielle des tests sur les bords antéro-postérieurs. Peut-on présumer d'un âge approximatif de cette population ? La hauteur moyenne de 6,5 cm comparée à celle d'huîtres plates élevées sur nos côtes (MARIN, 1971) indique que notre population aurait un âge moyen d'environ 3 années. Par contre, l'épaisseur moyenne de 2,6 cm comparée à celle de la même population indiquerait un âge de plus de 4 ans. D'après la hauteur modale (6,25 cm) et moyenne (6,5 cm), en se reportant à la courbe de croissance de RODHOUSE (1978), ces huîtres auraient entre 4 et 5 années. Mais, d'après la longueur modale (5,25 cm) ou moyenne (5,35 cm) comparée à la courbe de croissance de SHELDON (1968), ces huîtres auraient 2 ans. Enfin, par comparaison avec des mesures faites sur des lots d'huîtres d'âges bien connus, immergées en eau profonde en baie de Quiberon (GRIZEL et MARTIN, 1983) ces huîtres auraient environ 3 ans d'après la longueur, et plus de 4 ans d'après l'épaisseur. En réalité, il est très probable que ces huîtres aient plus de 4 années.

	NOMBRE D'HUITRES	MOYENNE	ECART-TYPE	VALEUR MODALE
Hauteur H (cm)	107	6,52 cm	1,03	6,25 cm
Longueur L (cm)	107	5,35 cm	0,86	5,25 cm
Epaisseur E (cm)	95	2,65 cm	0,54	2,25 cm
Poids de la coquille (g)	95	33,43 g	15,3	27,5 g
Rapport H/L	95	1,23	0,15	1,25
Indice de forme	95	1,73	0,22	1,75
Angle (degrés)	72	36,74	16,20	35

Tableau 1 - Quelques valeurs de paramètres biométriques d'huîtres plates récoltées le 15 décembre 1978.

2 - Autres caractères

L'huître plate s'attache au substrat par un "talon" ou surface de fixation plus ou moins nette sur la valve inférieure. Il est bien visible pour environ 70 p. 100 des huîtres et occupe environ un quart de la surface de la valve inférieure. Cela indique clairement que les huîtres ne sont pas aplaties sur le substrat, mais qu'elles sont plus ou moins dressées. En disposant le talon sur un plan, j'ai pu mesurer l'angle entre ce plan et celui de l'huître ce qui donne une idée de l'orientation que l'huître avait par rapport au substrat (fig. 5). Plus de 60 p. 100 des *Ostrea* possédant un "talon" étaient nettement obliques (angle égal ou supérieur à 30 degrés) par rapport au substrat, avec une dominance des angles de 30 à 40 degrés. L'usure des coquilles reste un caractère assez subjectif, bien qu'il soit évident pour 86 p. 100 des huîtres (fig. 5). Cette abrasion n'a pas la même intensité sur toute la surface du test. Elle paraît maximale sur les bords antéro-postérieurs, souvent plus pour l'un d'eux. Les grosses huîtres sont nettement plus abrasées que les petites. Il en résulte cet allongement anormal des coquilles décelable d'après le rapport H sur L qui atteint ici une moyenne de 1,23, alors qu'en général pour des huîtres plates isolées il avoisine l'unité.

LE PEUPLEMENT ASSOCIE AUX COQUILLES D'HUITRES

En dehors des huîtres plates, très peu d'éléments vivants sont attribuables au peuplement les accompagnant sur le fond d'origine. Seuls quelques Mollusques comme le "vanneau"

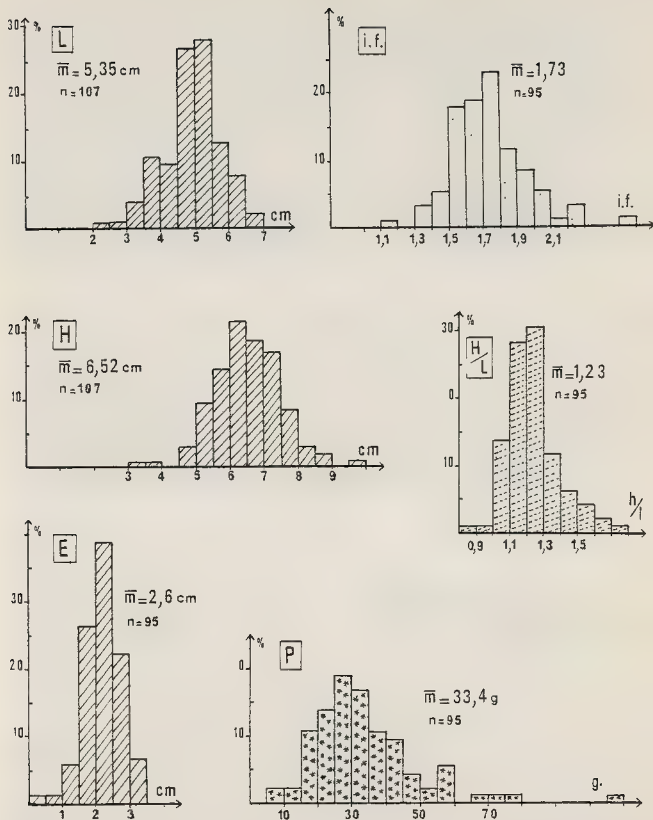


Fig. 4 - Histogrammes de fréquences de paramètres biométriques d'*Ostrea edulis* (1978) : longueur L, hauteur H, épaisseur E, indice de forme i.f., rapport H sur L, poids P.

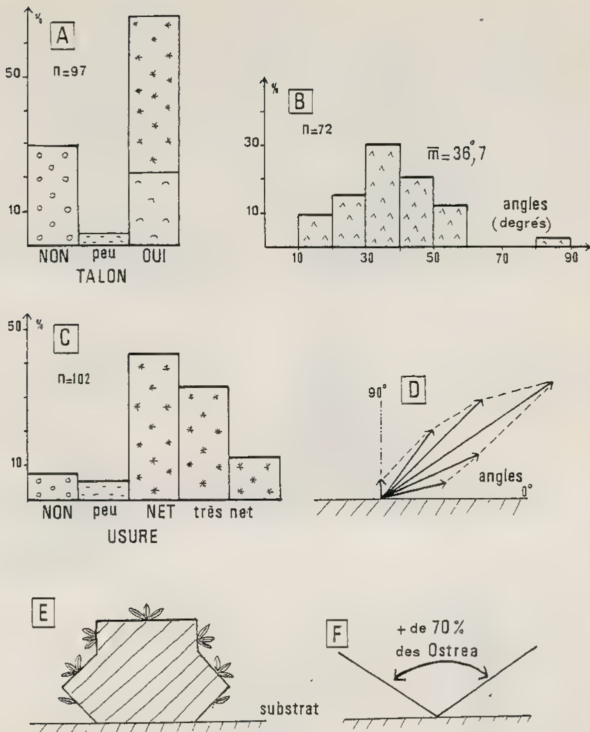


Fig. 5 - Quelques caractères des huîtres (1978) échouées : A, présence d'une zone de fixation (talon) ; B, D et E, angle théorique des huîtres avec un plan ; C, usure des coquilles.

Chlamys varia (1 pour 100 huîtres) ou de grosses *Crepidula fornicata* (1 pour 100). Il faut aussi remarquer de rares huîtres "creuses" (huîtres "portugaises" ou "*gigas*") dans la proportion de 2 individus pour 100 huîtres. Seule une épifaune et une épiflore fixées solidement aux coquilles ont pu être inventoriées, encore offrent-elles souvent de forts indices d'abrasion. L'inventaire des différentes espèces et de leurs fréquences sur la valve inférieure ou supérieure

est dressé dans le tableau 2. Malgré l'abrasion, les coquilles sont encore en partie recouvertes d'Algues Rhodophycées filamenteuses ou calcaires encroûtantes, avec une plus forte fréquence sur les valves supérieures. Par contre, la faune est plus fréquente et abondante sur les valves inférieures. Deux genres d'Annélides Polychètes, reconnaissables à leurs tubes, dominent : le Serpulidé *Pomatoceros (triqueter ?)* et le Sabellariidé *Sabellaria (spinulosa ?)*. Près de la moitié de ces tubes sont usés. D'autres animaux recouvrent partiellement les coquilles comme des Bryozoaires encroûtants, des Bivalves Anomiidés, de rares Cirripèdes de l'espèce *Balanus crenatus*, un reste de byssus de Mytilidé, une très jeune huître (naissain). A cette épifaune au sens strict, il faut ajouter une endofaune ou plutôt des endolithes comme des Polychètes Sédentaires du genre *Polydora* qui perforent 25 p. 100 des valves et le Spongiaire perforant *Clione* qui fragilise 4 p. 100 des valves examinées. Enfin, des perforations de Gastéropodes Carnassiers *(Ocenebra erinacea ?)* attestent la présence de ces prédateurs sur le fond d'origine. Il faut remarquer que dans 28 % des cas, l'animal n'a pas réussi à traverser entièrement le test, les huîtres étant trop épaisses.

Valves d'huîtres plates (nombre 201)	valve inférieure	valve supérieure	total	pourcentage des valves
Polychète *Pomatoceros (triqueter)*	59	15	74	37
Polychète *Sabellaria (spinulosa)*	41	23	64	32
Polychète *Polydora*	25	25	50	25
Bryozoaires encroûtants	27	4	31	16
Perforations d'*Ocenebra* (Gastéropode)	6	8	14	7
Bivalves Anomiidés	12	2	14	7
Eponge *Clione*	5	3	8	4
Cirripède *Balanus (crenatus)*	3	2	5	3
Byssus de Mytilidé (Bivalve)	1	-	1	-
Algues rouges filamenteuses	9	44	53	27
Algues rouges encroûtantes	13	46	59	30
"chambres"	5	1	6	3

Tableau 2 - Nombre de fois que les espèces (faune et flore) sont décelables sur les valves.

CONCLUSIONS

L'analyse des conditions météorologiques précédant de peu le rejet, l'examen de caractères biométriques des huîtres, mais aussi d'autres indices comme l'abrasion, l'angle de fixation, la faune associée permettent d'en déduire certaines conclusions ou hypothèses. On peut se faire une idée de la provenance et de la nature du fond d'origine de ces huîtres plates. Les Mollusques proviendraient du nord ouest ou de l'ouest du dépôt, au sud des "Roches de la Loire". De là, elles ont dû être transportées sur 3 kilomètres au minimum, peut-être jusqu'à 6 kilomètres (fig. 1). La nature du fond d'origine serait essentiellement rocheuse et de nature calcaire. Toutefois, du sable y transite régulièrement permettant aux Polychètes Sabellariidés de construire leurs tubes. Sur ce fond, les huîtres doivent être éparpillées, fixées isolément, ne formant pas de banc. Toutefois, de rares bouquets de 4 à 5 individus ont été rejetés à la côte. Elles vivaient dressées obliquement par rapport au substrat. Il est

possible que les plus jeunes, aplaties sur le substrat n'aient pas été arrachées. Cette population d'huîtres est pratiquement monospécifique avec seulement 2 p. 100 de *Crassostrea*.

Les caractères biométriques de la population rejetée soulignent son homogénéité autour d'une valeur moyenne et modale proche de 6,5 cm (hauteur). Il est difficile d'attribuer un âge moyen à ces coquillages, mais il serait supérieur à 4 années. En effet, dans le milieu naturel en eau "profonde" et sur une côte relativement exposée, les huîtres vont surtout se développer en épaisseur après les premières années.

La richesse habituelle de la faune accompagnatrice d'un fond d'huîtres plates, telle qu'elle a été montrée par KORRINGA (1951) ne paraît pas ici, car la faune mobile ou peu mobile et même une partie de la faune fixée ont été dispersées lors du transport. En effet, le peuplement associé encore déterminable ne concerne que la faune épilithe et endolithe. Il est pauvre malgré la relative fraîcheur des huîtres.

Un facteur abiotique, rapide et brutal, a pu, en quelques jours au maximum, arracher puis transporter et rejeter ces huîtres plates encore vivantes sur l'estran sableux. Ceci est attesté par la météorologie (baisse de pression atmosphère et forts vents de secteur ouest), mais aussi par la forte abrasion des coquilles à tel point que le rapport H sur L soit nettement modifié. Ce facteur, qui agit lors de tempêtes d'hiver, est à classer parmi les facteurs écologiques non périodiques (DAJOZ, 1975, p. 21). Ces rejets d'*Ostrea edulis* se rapprochent des échouages habituels après les tempêtes d'hiver, donc pratiquement annuels, parfois même à 2 ou 3 reprises lors de certains hivers. Mais, ils sont beaucoup moins fréquents et nécessitent des conditions encore plus rudes. On peut donc les qualifier de phénomènes "catastrophiques" dans la mesure où ils sont rapides, brutaux et peu fréquents. L'incidence sur la population doit se traduire par une certaine régulation éliminant les gros individus.

Pour le paléontologue, la répétition de tels échouages même à plusieurs années d'intervalles pourra contribuer à des dépôts quantativement assez importants. On peut imaginer ou bien que les huîtres soient peu à peu disloquées ou bien même qu'elles soient intégrées au sédiment à peu près telles qu'elles ont été observées. Cette dernière hypothèse n'est pas impossible dans cette zone du delta de Fromentine où l'avancée du trait de côte peut être rapide, comme le comblement de certains chenaux (GRUET, 1982). Quoi qu'il en soit, un tel dépôt aurait les caractères suivants : éparpillement d'huîtres valves jointes ou de valves séparées mais en quantités égales entre les inférieures et les supérieures, orientation de ces valves selon les plans de stratification du sédiment et donc sans rapport avec la position de vie, absence de substrat dur, faune associée réduite à une épifaune et une endofaune, très nettes traces d'usure des coquilles. Ces caractères sont ceux de dépôts de tempêtes tels que le paléoécologiste peut les reconstituer, comme par exemple pour certaines observations dans les faluns du Miocène de la Loire (LAURAIN, 1971). Finalement, de nombreuses questions se présentent à l'esprit. Parmi elles deux points pourront être ultérieurement précisés, d'une part trouver exactement le fond où vivent ces huîtres, d'autre part analyser comment ces coquilles s'intègrent dans les dépôts littoraux.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

COJEAN, Is., 1980.- Développement de l'ostréiculture en eau profonde, en baie du Mont Saint-Michel. Centre Régional d'Etudes biologiques et sociales, 24 p.

DAJOZ, R., 1975.- *Précis d'Ecologie*. Dunod Ed., Paris, 549 p., 210 fig.

GALTSOFF, P.S., 1964.- The american oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. Fish. Bull., *Fish and Wildlife Service*, 64 : 480 p.

GRIZEL, H., MARTIN-BARRE, A.G., 1983.- Données inédites sur la croissance d'*Ostrea edulis*. Communication écrite (I.S.T.P.M., La Trinité sur mer).

GRUET, Y., 1982.- Recherches sur l'écologie des "récifs" d'hermelles édifiés par l'Annélide Polychète *Sabellaria alveolata* (Linné). Thèse de Doctorat d'Etat, Biologie, Université de Nantes, 234 p.

GRUET, Y., HERAL, M., ROBERT, J.M., 1976.- Premières observations sur l'introduction de la faune associée au naissain d'huîtres japonaises *Crassostrea gigas* (Thunberg), importé sur la côte atlantique française. *Cah. Bio. mar.*, 17 : 173-184.

GUERIN-GANIVET, J., 1907.- Notes préliminaires sur les gisements de Mollusques comestibles des côtes de France. L'embouchure de la Loire, la baie de Bourgneuf et les côtes de Vendée. *Bull. Inst. océanogr.*, 105 : 40 p.

KORRINGA, P., 1951.- The shell of *Ostrea edulis* as a habitat. *Arch. Neerl. Zoologie*, 10 : 32-153.

LAURAIN, M., 1971.- Aperçu sur l'écologie des *Ostrea* et *Crassostrea*. Application aux Huîtres de faluns du Miocène de la Loire. Thèse de 3ème cycle, Paléontologie, Fac. Sciences Orsay, 147 p.

MARIN, J., 1971.- Croissance, condition et mortalité des huîtres du Belon. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 35 (2) : 201-212.

MARTEIL, L. et coll., 1976.- La conchyliculture française. Deuxième partie. Biologie de l'huître et de la moule. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 40 (2) : 125-320.

MARTEIL, L. et coll., 1979.- La conchyliculture française. Troisième partie. L'ostréiculture et la mytiliculture. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 43 (1) : 5-130.

RANSON, G., 1951.- *Les huîtres - Biologie - Culture*. P. Lechevalier Ed., Paris, Coll. Savoir en Histoire naturelle (Vol. 23) : 260 p.

ROCHE, G., 1898.- *La culture des mers en Europe-Piscifacture-Pisciculture-Ostréiculture*. F. Alcan Ed., Paris, Coll. Bibliothèque scientifique internationale (Vol. 87): 328 p.

RODHOUSE, P.G., 1978.- Energy transformations by the oyster *Ostrea edulis* L. in a temperate estuary. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 34 : 1-22.

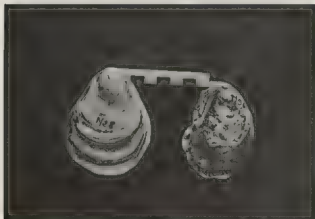
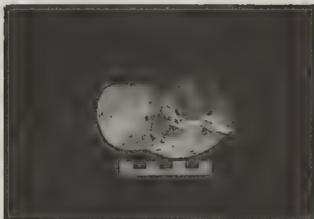
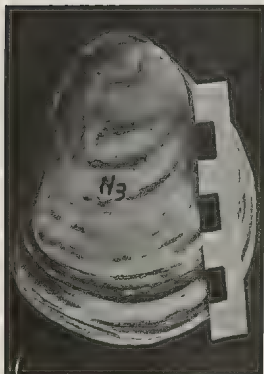
SAINT-FELIX, C., BAUD, J.P. et HOMMEBON, P., 1983.- Estimation de la biomasse ostréicole de la baie de Bourgneuf (1982). *Science et Pêche*, 333 : 3-9.

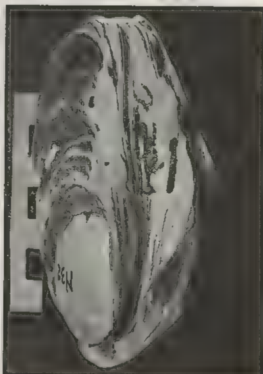
SHELDON, R.W., 1968.- The effect of high population density on the growth and mortality of oysters *(Ostrea edulis)*. *J. cons. perm. int. Explor. Mer*, 31 (3) : 352-363.

TERS, M. et VERGER, F., 1959.- Sur les buttes coquillières de Saint-Michel-en-l'Herm (Vendée). *Bull. Soc. géol. France*, 8 (6) : 601-606.

VERGER, F., 1963.- Goulets et deltas de marée. *Bull. Section Géogr., Comité des travaux historiques et scientifiques*, 1962, 75 : 133-150.

VERGER, F. et DEMATHIEU, P., 1973.- La télédétection du littoral. Programme Fralit Erst 1. *Mémoires Lab. Géomorph.*, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Dinard, n°23, 22 p.



<u>Planche photographique</u> - En haut à gauche : huîtres plates, vues par la valve supérieure, l'une usée ; l'autre moins abrasée avec une épiflore et une épifaune. En haut à droite : huître usée, vue par la valve inférieure ; remarquer le talon à gauche. En bas à gauche : huître usée vue par la valve supérieure véritablement lisse. En bas à droite : huître usée vue de côté, bords latéraux nettement abrasés. Echelle : un trait noir représente 1 cm.

Haliotis, 13, 1983
p. 25 à 28

LES EFFETS D'UN ALIMENT COMPOSE SUR LA FECONDITE ET LA CROISSANCE DE *ZONITOIDES NITIDUS* MÜLLER

par

Bernadette DIDIER et Daniel RONDELAUD

Equipe de Malacologie Appliquée, Laboratoire de Biologie Expérimentale
U.E.R. des Sciences Exactes et Naturelles, 123, Av. Albert Thomas, 87060 - LIMOGES CEDEX

ABSTRACT : THE EFFECTS OF A NEW FOOD ON FERTILITY AND GROWTH OF *Zonitoides nitidus* Müller.

The authors present a new food for *Z. nitidus* breeding. This food snows the increase of laying, the decrease of juvenile mortality, the hastening of growth and maturity.

INTRODUCTION :

La distomatose à *Fasciola hepatica* touche de nombreuses espèces animales, y compris l'homme. Pour combattre cette zoonose, plusieurs méthodes ont été proposées (MOENS, 1974) : l'une d'entre elles, la lutte biologique, consiste à éliminer le mollusque vecteur par l'emploi d'un prédateur, *Zonitoides nitidus* (RONDELAUD, 1981).

L'application de ce contrôle sur le terrain nécessite la mise au point d'une technique d'élevage intensif pour ce prédateur. Deux auteurs ont déjà proposé divers types de nourriture (RONDELAUD, 1976 ; MOENS, 1980), mais ils se sont heurtés aux problèmes suivants : cannibalisme important chez les jeunes, putréfaction rapide de la nourriture proposée, surveillance accrue des élevages.

Le présent travail a deux buts : (1) étudier la ponte de *Z. nitidus* et la croissance des jeunes en variant le type de nourriture. (2) résoudre les problèmes précités.

MATERIEL ET METHODES :

1. Protocole expérimental :

80 *Z. nitidus* de 5 à 6 mm de diamètre sont récoltés dans une prairie marécageuse de la Haute-Vienne. Ils sont acclimatés pendant 7 jours aux conditions du laboratoire et nourris pendant cette période avec des limnées tronquées vivantes. Par la suite, chaque mollusque est placé dans une boîte de Pétri de 5 cm de diamètre, garnie d'une couche du sédiment d'origine.

Les animaux sont répartis en deux lots de 40 individus : (1) un lot témoin, nourri avec des limnées tronquées de 5 à 6 mm de hauteur ; (2) un lot expérimental nourri avec un appât de pêche commercialisé sous le nom de "noquettes au sang" (Huileries de Beauce).

L'expérimentation se déroule pendant 90 jours en laboratoire aux conditions suivantes : température constante de 20°C ± 1°C, humidité relative à 70 %, éclairement naturel.

L'élevage est visité chaque jour. La nourriture est changée toutes les 24 heures pour les limnées vivantes, et toutes les 48 heures pour les débris de "noquettes".

A chaque ponte, le mollusque est changé de boîte. Les boîtes contenant les pontes sont placées en nursery, exposées aux mêmes paramètres expérimentaux.

A l'éclosion, les jeunes sont nourris immédiatement de débris de "noquettes". Ils sont séparés une semaine plus tard et placés par lots de cinq individus dans une boîte de Pétri jusqu'à ce qu'ils atteignent un diamètre de 2 mm. A partir de cette taille, ils sont isolés un par un jusqu'à leur taille adulte.

Dans tous les cas, le sédiment est renouvelé une fois par semaine.

2. Expression des résultats :

Nous définissons ainsi les paramètres utilisés dans ce travail :

- Taux de natalité : $\dfrac{\text{nombre de jeunes éclos}}{\text{nombre total d'oeufs pondus}} \times 100$

- Taux de survie à 1 mois : $\dfrac{\text{nombre de jeunes âgés de 1 mois}}{\text{nombre de jeunes éclos}} \times 100$

- Temps de latence : intervalle nécessaire au mollusque pour se réadapter à la consommation de proies vivantes.

RESULTATS :

Le tableau I regroupe les résultats concernant les pontes et les nouveaux-nés des séries témoin et expérimentale.

Caractéristiques	Témoins $m \pm \sigma$ (limites)	Expérimentés $m \pm \sigma$ (limites)	Test t de Student
Nombre d'oeufs pondu par individu	21,80 ± 8,90 (6 - 32)	39,75 ± 10,20 (18 - 61)	S*
Nombre de pontes par individu	3,85 ± 1,70 (2 - 5)	5,62 ± 1,06 (3 - 7)	S**
Nombre d'oeufs par ponte	5,82 ± 2,17 (2 - 10)	7,06 ± 3,06 (1 - 16)	S**
Intervalle entre les pontes (jours)	7,40 ± 2,47 (4 - 12)	5,40 ± 1,25 (2 - 9)	S**
Taux de natalité (%)	90,18	96,47	S**
Taux de survie à 1 mois (%)	75,20	96,10	S**

Abréviations : m = moyenne ; σ = écart-type. Différence significative (S) au seuil de 0,05 (*) ; au seuil de 0,01 (**).

Les témoins pondent en moyenne 21,8 oeufs par individu, les expérimentés 39,7. La différence entre les moyennes est significative au seuil de 5 %.

Le nombre de pontes par individu est de 3,8 en moyenne pour les témoins, contre 5,6 pour les expérimentés. La différence est significative au seuil de 1 %.

Le nombre d'oeufs par ponte est de 5,8 par individu pour les témoins et de 7 pour les expérimentés. La différence est significative au seuil de 1 %.

L'intervalle nécessaire entre deux pontes est de 7,4 jours pour le lot témoin. Il est diminué pour le lot expérimental à 5,4 jours. La différence est également significative au seuil de 1 %.

Le taux de natalité du lot témoin est de 90,1 %, celui du lot expérimental de 96,4 % Au bout d'un mois, 75,2 % des jeunes témoins sont encore en vie ; par contre, le taux de survie atteint 96,1 % chez les expérimentés. Ces deux derniers résultats sont confirmés par l'analyse statistique avec des différences significatives au seuil de 1 %.

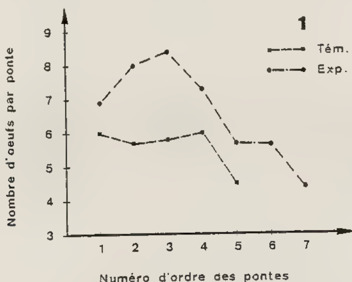


Figure 1 : La distribution du nombre d'oeufs par ponte en fonction du numéro d'ordre des pontes. Seules les valeurs moyennes sont indiquées.

La figure 1 précise le nombre d'oeufs par ponte en fonction du numéro d'ordre des pontes. La ponte n° 1 des témoins a une valeur moyenne de 6 oeufs qui reste constante pour les trois pontes suivantes ; le nombre d'oeufs chute à la ponte n° 5 avec 4,5 oeufs en moyenne. Les expérimentés produisent 7 pontes au maximum. Le nombre d'oeufs croît de 6,9 oeufs pour la ponte n° 1 à 8,4 oeufs pour la ponte n° 3 ; puis, la courbe chute jusqu'à la ponte n° 7 avec 4,4 oeufs.

La figure 2 représente la courbe de croissance des jeunes en fonction des variations du diamètre de la coquille. Les jeunes témoins nourris avec des limnées mettent 14 semaines pour atteindre le stade adulte (4 mm) et 24 semaines pour la limite maximale de taille (6 mm). Les jeunes expérimentés atteignent le stade adulte en 7 semaines et la limite maximale de taille en 12 semaines.

A la fin de l'expérimentation, les jeunes *Z. nitidus* du lot expérimental sont remis au régime malacophage. Le temps de latence est de 24 heures.

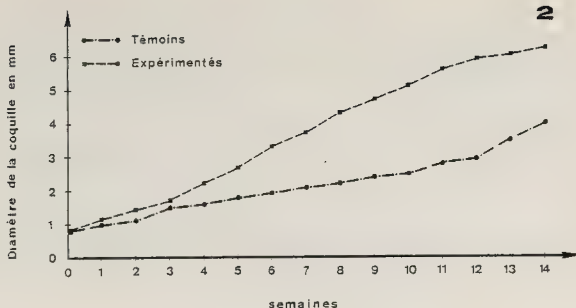


Figure 2 : La courbe de croissance des jeunes *Z. nitidus*

DISCUSSION :

Les résultats montrent qu'une alimentation à base de "noquettes" permet un accroissement du nombre des pontes, une diminution de la mortalité juvénile et une croissance plus rapide des jeunes.

La comparaison de nos résultats avec ceux de RONDELAUD (1976) et de MOENS (1980), montre les éléments suivants :

- La méthode de RONDELAUD repose sur une alimentation à base de foie cru et de salade. L'auteur obtient des adultes en 16 semaines, mais avec une mortalité juvénile de 20 % en raison du canibalisme inhérent à cette espèce. Cette méthode entraîne d'autre part la nécessité d'une surveillance régulière à cause de la putréfaction rapide du foie cru.

- MOENS propose une nourriture à base de végétaux (carottes + féverolles) avec un supplément de nourriture pour poissons. L'auteur ne précise pas le temps mis par les jeunes pour arriver au stade adulte, ni le taux éventuel des pertes.

Notre méthode se révèle donc plus efficace que les techniques précitées. Bien que cette nourriture moisisse au bout de 4 jours, elle conserve une certaine appétence pour les mollusques pendant une semaine. La maintenance s'en trouve simplifiée, car il suffit d'une visite toutes les 48 heures.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES :

MOENS, R., 1974 - Bijdrage tot de oecologie van de Leverbotslak *Lymnaea truncatula* Müller. Thèse Doct. Sci., Fac. Landbouwwetenschappen, Gent, 198 p.

MOENS, R., 1980 - Au sujet de la lutte biologique contre *Lymnaea truncatula* Müller (Gastropoda) hôte intermédiaire de *Fasciola hepatica* L. (Trematoda). *Bull. Rech. Agron. Gembloux, 15, 227-238.*

RONDELAUD, D., 1976 - Le contrôle biologique par prédation des populations de *Lymnaea truncatula* Müller. Technique d'élevage de quelques Mollusques *Zonitinae*. *Haliotis, 6, 227-232.*

RONDELAUD, D., 1981 - Le contrôle biologique de *Lymnaea truncatula* Müller. Bilan d'une expérimentation de 9 années en Haute-Vienne, France. *Haliotis*, 11 , [illegible].

THEME II

ETHOLOGIE - SEXUALITE - CROISSANCE

Haliotis, 13, 1983
p. 31 à 34

LES MOUVEMENTS JOURNALIERS DU MOLLUSQUE PROSOBRANCHE *POTAMOPYRGUS JENKINSI* SMITH. ETUDE SUR LE TERRAIN ET EN LABORATOIRE

par

Christiane VAREILLE-MOREL

Equipe de Malacologie Appliquée
Laboratoire de Biologie Expérimentale
U.E.R.des Sciences Exactes et Naturelles
123 Av. A. Thomas - 87060 LIMOGES Cédex

ABSTRACT : DAILY MIGRATIONS OF THE PROSOBRANCH MOLLUSC *POTAMOPYRGUS JENKINSI* SMITH. LABORATORY AND FIELD OBSERVATIONS :

The observation of daily migrations of *Potamopyrgus jenkinsi* shows that the younger it is, the more this mollusc haunts water. Youngs and adults have a tendancy to stay in emerged areas, preferably in the evening and over night. Whatever the age of these molluscs may be, there are four daily periods, during which they actively swim near the water surface There is still to determine within which limits external datas, such as exposure to the sun, water temperature, level of water... have to be taken into account, for they definitely seem to have an influence, especially regarding the swimming period.

RESUME : L'observation des mouvements journaliers de *Potamopyrgus jenkinsi* montre que ce mollusque fréquente d'autant plus le milieu aquatique qu'il est plus jeune. Les juvéniles et adultes ont tendance à occuper la zone émergée, de préférence le soir et la nuit. Quel que soit l'âge des mollusques, on note quatre périodes journalières, au cours desquelles les animaux nagent activement à la surface de l'eau. Il reste à préciser les limites d'influence des paramètres extérieurs tels que l'ensoleillement du biotope, la température de l'eau, la hauteur du niveau d'eau... qui semblent non négligeables, en particulier sur la phase de nage.

INTRODUCTION :

Grâce à ses caractéristiques écophysiologiques (parthénogénèse, eurytopie...); *Potamopyrgus jenkinsi* est susceptible de concurrencer, voire d'évincer les autres espèces de mollusques occupant les mêmes biotopes (HUNTER,1961 b - HEYWOOD-EDWARD,1962 - REAL,1973 - DUSSART,1977). Il a été utilisé comme compétiteur dans le contrôle biologique des Bulins (DOBY et Coll.,1965) et des Limnées tronquées (RONDELAUD,1977), les migrations journalières de ces dernières ayant fait l'objet d'une étude par RONDELAUD et VINCENT (1974). Il nous a donc paru intéressant de préciser également le comportement quotidien de *P.jenkinsi*.

METHODOLOGIE :

Trois stades d'âges de *P.jenkinsi* ont été pris en considération :

a) Nouveaux-Nés : taille inférieure à 0,5 mm (étudiés uniquement en laboratoire)

b) Juvéniles : 1 à 2 mm de long

c) Adultes : taille égale ou supérieure à 3mmm

Juvéniles et adultes ont été étudiés sur le terrain et au laboratoire.
L'expérience consiste à noter, toutes les deux heures, pendant quatre jours successifs, le nombre d'individus occupant les quatre zones suivantes :

- Zone I : émersion totale sur les parois des bacs ou autres supports (blocs de pierre, écorces, végétaux flottants..)
- Zone II : limite eau-air sur ces mêmes supports.

- Zone III : immersion totale

- Zone IV : nage en surface

Chaque expérience est renouvelée trois fois de suite, aussi bien dans la nature qu'au laboratoire.

1) En laboratoire :

Les animaux sont originaires de Dordogne (confluence de la Blâme et de l'Auvézère) ; ils sont mis en stabulation dans des conditions aussi proches que possible de celles de leur milieu naturel (substrat et eau provenant du lieu de prélèvement) ; l'aération est assurée par des bulleurs . Les lots (50 individus pour les nouveaux-nés, 200 respectivement pour jeunes et adultes), sont placés dans des bacs de 40 x 75 cm, avec 3 cm de hauteur d'eau. Le comptage n'est commencé qu'après une période d'adaptation de 8 jours, afin de tenir compte des effets de stress dus au transport.

2) Sur le terrain :

Nous avons choisi une portion de ruisseau en région eucalcique (l'Isle en amont de Coulaures), d'environ 1 m de long et 35 cm de large. La profondeur de l'eau n'excède pas 3 cm ; Le substrat est constitué de cailloux calcaires et de fragments de tuiles sur fond sablo-vaseux. Le cours est limité de part et d'autre par des plages humides d'environ 5 cm de large.

Nos observations, effectuées en période estivale, sont limitées aux jeunes et aux adultes, le premier stade étant pratiquement indiscernable dans les Zones I, II et III. Nous avons utilisé dans nos calculs les pourcentages, car le nombre total d'individus est rarement identique d'un comptage à l'autre.

RESULTATS :

1) En laboratoire :

L'examen du Tableau 1 permet les remarques suivantes :

- les nouveaux-nés sont inféodés aux Zones III et IV ; les jeunes, et surtout les adultes, circulent librement dans les autres Zones.

- Les adultes occupent préférentiellement la Zone I le soir et la nuit. L'augmentation d'effectif est moins nette mais de même sens pour les jeunes. Elle semble par contre inversée pour les nouveaux-nés mais les chiffres ne sont pas significatifs.

- Il y a deux fois plus de nouveaux-nés que de jeunes et d'adultes (60 à 80 % de nouveaux-nés) en Zone IV

- La fréquentation de cette même Zone IV est maximum vers 4 h, 10 h, 16 h, et 22 h, et ce, dans les trois classes d'âges.

2) Sur le terrain :

Les comptages effectués sur jeunes et adultes donnent des résultats sensiblement identiques à ceux du laboratoire. On retrouve en particulier l'augmentation d'effectif en Zone I le soir et la nuit, surtout pour les adultes. Il faut noter également un plus grand nombre d'adultes et de jeunes en Zone I sur le terrain qu'en laboratoire.

3) Comparaison laboratoire-terrain :

Les résultats du Tableau 2 permettent d'effectuer le test d'homogénéité de deux échantillons appliqué à la comparaison deux à deux des différents pourcentages. Les rapports "t" à l'erreur standard obtenus sont significatifs, avec un coefficient de sécurité de 95 %.

Toutefois, "t" n'est pas significatif dans les cas suivants :

- Zone I : t = 2 entre adultes du terrain et adultes du laboratoire
- Zone II : t = 1,50 entre jeunes et adultes du terrain, et t = 1,84 entre adultes du terrain et adultes du laboratoire.
- Zone III : t = 1,24 entre adultes et nouveaux-nés du laboratoire, et t = 1,04 entre adultes du terrain et adultes du laboratoire
- Zone IV : t = 0,38 entre jeunes et adultes du laboratoire.

	Nouveaux-Nés				Juvéniles				Adultes			
Zones / Heures	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
0	0	0	35	15	16	82	102	0	48	34	68	0
2	0	0	32	18	20	78	.00	2	46	80	70	4
4	0	1	16	33	10	32	60	98	22	60	60	58
6	0	0	12	38	44	32	60	64	54	68	58	20
8	1	5	15	29	0	40	104	56	20	36	16	128
10	1	1	8	40	2	18	18	162	10	20	36	134
12	0	4	8	38	0	98	96	6	12	90	80	18
14	2	2	7	39	2	98	100	0	6	92	90	12
16	0	3	4	43	6	22	8	164	0	20	34	146
18	0	1	27	22	8	22	122	48	4	44	22	130
20	0	0	20	30	30	24	110	36	54	62	84	0
22	0	0	12	38	16	42	52	90	28	62	22	88
%	0,70	2,8	29,3	67,2	6,4	24,5	38,8	30,3	12,6	29,9	26,7	30,8

Tableau 1 : Evolution journalière des effectifs dans les quatre Zones et pour les trois stades, en laboratoire.

	Juvéniles		Adultes		Nouveaux-Nés
Zones	Terrain	Laboratoire	Terrain	Laboratoire	Laboratoire
I	10,4	6,4	14,6	12,6	0,70
II	30,3	24,5	32,3	29,9	2,8
III	38,5	38,8	25,4	26,7	29,3
IV	20,8	30,3	27,7	30,8	67,2

Tableau 2 : Comparaison des pourcentages de fréquentation des quatre Zones.

DISCUSSION :

La fréquentation préférentielle des zones strictement aquatiques par les nouveaux-nés peut s'expliquer en partie par les caractéristiques morphologiques et physiologiques de cette écophase. En effet, la coquille, encore transparente à ce stade, et l'opercule imparfait rendent l'animal très sensible aux variations hygrométriques et à la prédation. D'autre part, la nutrition se fait encore par aspiration des particules en suspension dans l'eau.

Par contre, chez les jeunes et les adultes, la radula devient fonctionnelle, et les mollusques se nourrissent alors également par "broutage". Les pourcentages s'équilibrent entre les Zones II, III et IV.

L'augmentation des effectifs en Zone I le soir et la nuit chez jeunes et adultes a déjà été notée par RONDELAUD et VINCENT (1974) à propos des limnées tronquées. Nous ignorons les causes de ce phénomène. Il est par contre logique que cette même Zone soit plus occupée sur le terrain qu'en laboratoire, car, dans le premier cas, elle est constamment maintenue humide par capillarité, dans la limite d'amplitude des déplacements du mollusque.

Enfin, les quatre périodes journalières de fréquentation plus intense de la Zone IV, observées en laboratoire et sur le terrain, semblent indépendantes des conditions externes.

Le test d'homogénéité de deux échantillons ne fait que confirmer logiquement les observations les quantités respectives d'individus des trois stades dans les quatre Zones apparaissant très liées aux besoins écophysiologiques des trois écophases.

CONCLUSION :

Potamopyrgus jenkinsi fréquente d'autant plus le milieu aquatique qu'il est plus jeune, et, quel que soit son âge, en laboratoire que sur le terrain. Mais on retrouve, dans l'ensemble, le même type de déplacements journaliers dans les conditions expérimentales et naturelles. Ces dernières sont évidemment moins homogènes, ce qui peut largement justifier les nuances. On notera par exemple, que l'activité diurne et le nombre d'individus entrant en activité, sont très liés, sur le terrain, à l'ensoleillement du biotope et à la différence de température entre l'eau et l'air. Les limites d'influence de ces paramètres sont à précis ciser.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES :

DOBY, J.M., MANDAHL-BARTH, G., CHABAUD, A., DEBLOCK, S. 1965 : Elimination de *Bulinus truncatus rivularis* (Philippi) de collections d'eau connues pour l'héberger, par *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith 1889) (Hydrobiidés), et utilisation éventuelle de ce Mollusque pour le contrôle biologique des Bilharzioses. *C.R. Acad. Sc. Paris, 261, 4244-4246*

DUSSART, G.B.J., 1977 : The ecology of *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith) in north west England with a note on *Marstoniopsis scholtzi* (Schmidt). *J. Moll. Stud., 43, 208-215*

HEYWOOD, J., EDWARDS, R.W., 1962 : Some aspects of the ecology of *Potamopyrgus jenkinsi* Smith *J. Anim. Ecol., 31, (2), 239-250*

HUNTER, W.R., 1961 b : Life cycle of four freshwater snails in limited populations in Loch Lomond, with a discussion of intraspecific variation. *Proc.r. Soc. Lond., 137, 135-171*

REAL, G., 1973 : Répartition en France de *Potamopyrgus jenkinsi* (E.A.Smith 1889). *Haliotis, 3, 199-204*

RONDELAUD, D. et VINCENT, M., 1974 : Etude des migrations quotidiennes ches les Limnées tronquées (*Galba truncatula* Müller) saines et parasitées par *Fasciola hepatica* L. *Ann. Parasit. Hum. et Comp., 49, (4), 411-416*

RONDELAUD, D., 1977 : Données expérimentales sur les possibilités compétitives de *Potamopyrgus jenkinsi* Smith, vis-à-vis de *Lymnaea (Galba) truncatula* Müller en Vienne et Haute-Vienne. *Ann. Parasit. Hum. et Comp., 52, (2), 131-139*

VAREILLE-MOREL, C., 1981 : Contribution à l'étude de *Potamopyrgus jenkinsi* (E.A.Smith 1889) : I - Biotopes et progression actuelle du Prosobranche dans les Bassins supérieurs de la Dronne et de son affluent, l'Isle. *Ann. Stat. Biol. Besse-en-Chandesse, 15, 165-220*

Haliotis, 13, 1983
p. 35 à 44

OPISTHOBRANCHES INTERSTITIELS : MIGRATIONS NYCTHEMERALES, DONNEES PRELIMINAIRES

par

Claude POIZAT

Laboratoire de Biologie Marine, Faculté des Sciences et Techniques Saint-Jérôme - Rue Henri Poincaré - 13397 MARSEILLE CEDEX 13 -FRANCE

ABSTRACT : INTERSTITIAL OPISTHOBRANCH GASTROPODS : NYCTHEMERAL MIGRATIONS , PRELIMINARY DATA.

Night dredgings in a very coarse sand biotope of Riou Archipelago (Marseilles, Bouches-du-Rhône, France), point out a remarkable instability of the interstitial opisthobranch population in the boundary layer. At the beginning of the night and later on at the end, a noticeable concentration of the whole interstitial opisthobranch assemblage at the sediment-water interface is recorded, probably as a result of the variations of the sand redox potential in the interstitial water (interruption of photosynthesis during the night). However, the variation of light intensity on the bottom and also the possible occurrence of vertical and horizontal migrations for trophic and reproductive purposes, can also explain the selected fluctuations of abundance of each species in the boundary layer throughout the period of observation.

RESUME :

Des dragages nocturnes dans une station de sables grossiers à l'archipel de Riou (Marseille, Bouches-du-Rhône, France) ont montré une remarquable instabilité du peuplement de Gastéropodes Opisthobranches interstitiels à l'interface eau-sédiment. On enregistre, toutes espèces confondues, une concentration des organismes à l'interface, en début puis en fin de nuit, par suite sans doute de la variation du potentiel d'oxydoréduction au sein du substrat (arrêt de la photosynthèse durant la nuit). Cependant, la variation de l'intensité lumineuse au niveau du fond, ou encore, l'hypothèse de migrations verticales et horizontales à finalités trophiques ou reproductrices, permet de mieux interpréter la fluctuation d'effectif propre à chaque espèce, au cours du cycle d'étude.

INTRODUCTION

Jusqu'à présent, peu de données concernent la "dynamique" des populations de Gastéropodes interstitiels, tant la récolte de ce matériel est difficile. L'utilisation de techniques adéquates (Uhlig, 1968 ; Poizat, 1975 & 1978), autorisant le traitement de volumineux échantillons sableux (fig. 2 C), a déjà permis de répondre à nombre de problèmes posés par l'écologie de ce bien curieux groupe. Au-delà de la mise à jour dans le golfe de Marseille d'un stock comportant 9 Opisthobranches typiquement interstitiels inféodés à des milieux sédimentaires strictement définis (Poizat, .978, 1981), l'étude à long terme de ces populations (Poizat, 1982) avait conduit à distinguer trois grandes périodes d'évolution de ces organismes et des facteurs écologiques dans leurs biotopes : une première période à hydrodynamisme normalement élevé (1970-1972) corrélatif d'une pollution modérée des milieux sableux ; une période de fort déclin de l'hydrodynamisme marin (1972-1974)

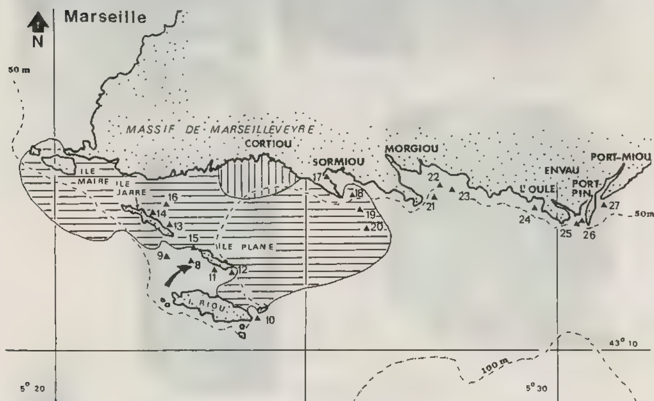
corrélatif d'une croissance spectaculaire de la pollution des milieux sableux, surtout en modes peu agité ou calme ; une période d'hydrodynamisme minimum (1975-1976) corrélatif d'un impact maximum des agents polluants dans la plupart des biotopes sableux étudiés. Cette évolution des fonds et la réponse correspondante des organismes interstitiels à la dégradation de leur habitat avaient conduit à considérer ces Gastéropodes Opisthobranches interstitiels comme des "indicateurs biologiques" pour lesquels une échelle de sensibilité à la pollution avait alors été établie (Poizat, 1982) : des espèces "très sensibles" disparaissant dès la première période (*Philine catena* & stades juvéniles de *P. scabra*) ; des espèces "sensibles" se maintenant plus ou moins bien dans quelques biotopes encore épargnés (*Embletonia pulchra* & *Hedylopsis spiculifera*) ; des espèces "peu sensibles" en expansion dans la plupart des biotopes dès la deuxième période (*Unela glandulifera, Pontohedyle milaschewitschii* & *Philinoglossa helgolandica*). L'étude des rythmes à moyen terme de ces Gastéropodes interstitiels et de leur biotope (Poizat, 1983) avait montré des cycle saisonniers pouvant caractériser des biotopes à pollution modérée ou nulle. C'est précisément dans de telles conditions très favorables, qu'ont été entreprises les recherches concernant les fluctuations à court terme (cycles nycthéméraux) de ces Opisthobranches interstitiels infralittoraux et circalittoraux.

De semblables migrations à court terme sont déjà bien connues pour d'autres organismes interstitiels vivant dans la zone intertidale. Elles sont reliées à des variations de la température (Renaud-Debyser, 1963) ; de la lumière (Gray, 1966) ; de la salinité (Bush, 1966). En revanche, dans la zone "subtidale" peu d'informations concernent des phénomènes similaires (Mc Intyre, 1969). Le travail préliminaire présenté ici est une première contribution visant à combler une partie de cette lacune liée au manque de prélèvements significatifs dans les fonds immergés de façon permanente.

BIOTOPE ETUDIE, MATERIEL ET TECHNIQUE

La station prospectée (station 8) est située dans un milieu à fort hydrodynamisme, à l'intérieur de la passe entre les îles Plane et Riou, par 17 m de profondeur (fig. 1). A la période d'étude (avril 1974), cette station de "Sables Grossiers et fins graviers sous influence de Courants de Fond" (biocoenose SGCF), précédemment classée comme milieu favorable aux Gastéropodes Opisthobranches mésopsammiques (Poizat, 1978), ne souffrait encore d'aucune anomalie, la pollution étant encore relativement peu étendue dans la région en 1974 (fig. 1). Le sédiment était alors représenté par des Graviers & des Sables très Grossiers (mode sédimentaire = 1,21 mm), à odeur fortement iodée, bien triés (indice de Trask = 1,36) et d'envasement nul. Il n'y avait pas de couche réduite (noirâtre) dans la sous-strate sédimentaire, la couche supérieure oxydée du substrat étant épaisse de plusieurs décimètres. De très nombreux organismes macrobenthiques vivaient dans ce biotope lors de la période d'étude : *Sphaerechinus granularis* (Lamarck) : Gravel.,Pref. SGCF ; *Spatangus purpureus* (O.F. Müller) : Gravel., Pref. SGCF ; *Branchiostoma lanceolatum* (Pallas) : Excl. SGCF ; *Gymnammodytes cicerellus* (Rafinesque) : Excl. SGCF (cf. Picard, 1965).

Figure I - Contexte écologique de la station d'étude (station 8 fléchée) : Hachures verticales = zone polluée à *Capitella* ; hachures horizontales = "zone subnormale" (d'après Bellan *et al.*, 1975 : état 1973 aux alentours du grand collecteur de Marseille-Cortiou).



Les données recueillies concernent le film sédimentaire superficiel du substrat, exploité à l'aide d'une drague "Spatangue" (fig. 2 A) qui est spécialement conçue pour écrémer les 5 cm supérieurs. Les prélèvements ont été effectués au cours de la nuit du 19 au 20 avril 1974, successivement (tableau 1) : 18 h 45 puis 22 h 30 (le 19 avril); 01 h 00, 03 h 20 et 05 h 15 (le 20 avril). La technique d'extraction (fig. 2 C) du mésopsammon vivant et le tri des Opisthobranches ont déjà fait l'objet de descriptions détaillées (Poizat, 1975 & 1978). Les mollusques sont identifiés et comptés *in vivo*. A chaque espèce correspond ainsi une valeur d'abondance (A/50 dm^3 sable, tableau 1) qui est le nombre de spécimens vivant dans 50 dm^3 de sable, suivant la méthode de Picard (1965).

Tableau 1 - Abondance (A/50 dm^3 sable) des 7 Opisthobranches mésopsammiques récoltés au cours de la nuit du 19 au 20 avril 1974.

Date	Heure	*Philine catena*	*Philinoglossa helgolandica*	*Abavopsis latosoleata*	*Hedylopsis spiculifera*	*Unela glandulifera*	*Pontohedyle milaschewitschii*	*Embletonia pulchra*	ΣA
19.04.74	18 h 45	4	8	0	40	80	4	108	244
	22 h 30	12	24	0	44	112	8	108	308
20.04.74	01 h 00	26	8	0	40	68	8	40	190
	03 h 20	32	8	0	48	36	0	32	156
	05 h 15	4	72	4	80	72	16	84	332



Figure 2 - Dragues spatangue (A) : avec l'une de ses 2 ouvertures (flèche blanche). Stockage des prélèvements (B) : bullage à l'air comprimé. Technique de séparation de la faune interstitielle du sédiment (C), Poizat, 1975. Gastéropodes Opisthobranches interstitiels : *Philine catena :* 2 mm de long (D) ; *Hedylopsis spiculifera :* 3,5 mm (E) ; *Embletonia pulchra :* 4,5 mm (F) ; *Pontohedyle milaschewitschii :* 1,8 mm (G) ; *Unela glandulifera :* 2 mm (H) ; *Philinoglossa helgolandica :* 1,3 mm (I).

RESULTATS PRELIMINAIRES & INTERPRETATIONS

1.- Variations à court terme de l'effectif total des Opisthobranches mésopsammiques

Considéré dans son ensemble, l'effectif des Gastéropodes Opisthobranches mésopsammiques montre une notable instabilité de l'abondance (tableau 1, fig. 3 A) avec des valeurs élevées (244 à 308 individus/ 50 dm^3 sable) entre 18 h 45 et 22 h 30 puis à 5 h 15 en fin de nuit (>330 individus/ 50 dm^3).Ces concentrations de Gastéropodes Opisthobranches mésopsammiques dans le film sédimentaire superficiel, en début puis en fin de nuit, peuvent s'expliquer au moins partiellement, par la décroissance de la teneur en oxygène dissous des eaux interstitielles, par suite de l'arrêt de la photosynthèse à la tombée du jour. La prédominance des phénomènes respiratoires de la faune et de la flore forcerait alors les organismes interstitiels à se rapprocher de l'interface eau-sédiment. Toutefois,

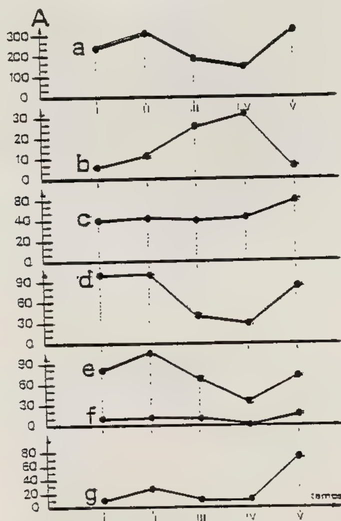


Figure 3 - Variation de l' abondance(A/50 dm^3 de sable) des 6 espèces dominantes : a : effectif total ; b : *Philine catena* ; c : *Hedylopsis spiculifera* ; d : *Embletonia pulchra* ; e : *Unela glandulifera* ; f : *Pontohedyle milaschewitschii* ; g : *Philinoglossa helgolandica*, au cours de la période d'étude : I = 18 H 45 ; II = 22 h 30 (le 19.04.74) ; III = 01 h 00 ; IV = 03 h 20 ; V = 05 h 15 (le 20.04.74).

cette hypothèse qui n'explique pas les 2 pics de population enregistrés successivement à 22 h 30 puis à 5 h 15 est contredite par l'appauvrissement du peuplement d'Opisthobranches entre 01 h 00 et 03 h 20 du matin. D'autres causes sont donc à envisager : variation de l'éclairement (Boaden, 1963 ; Gray, 1966), recherche de nourriture (Swedmark, 1955, 1968), reproduction, etc ...

2.- Variations de l'effectif de chacune des 6 espèces dominantes

Les variations d'effectif enregistrées pour chacune des 6 espèces dominantes, permettent de mieux interpréter les variations de l'ensemble du groupe.

* *Philine catena* (Montagu, 1803), (fig. 2 D), "très sensible" à la pollution (Poizat, 1982), paraît également souffrir de l'établissement de conditions réductrices dans le substrat, puisque, en toute coïncidence avec l'hypothèse incriminant une diminution de l'oxygène interstitiel, il se concentre très régulièrement et très nettement à la surface du sédiment au cours de la nuit (fig. 3 B). Cette espèce qui est supposée micro-carnivore (Ros, 1978), pourrait bien effectuer de la sorte, une migration trophique vers la surface du substrat pour y rechercher ses proies bien que Bouchet (1975) indique pour les *Philine*, un régime limnivore. On pourrait aussi suggérer une relation avec la variation de la quantité de lumière (Boaden, 1963 ; Gray, 1966), les *Philine* se concentrant peu à peu à la surface de leur biotope, au moment de l'établissement du minimum d'éclairement (milieu de la nuit).

* *Hedylopsis spiculifera* (Kowalevsky, 1901), (fig. 2 E), "sensible" à la pollution (Poizat, 1982), affiche tout au long de la nuit un effectif plutôt constant dans la couche superficielle du sédiment (fig. 3 C) où il paraît séjourner pour y brouter des diatomées épipsammiques et des détritus (Odhner, 1939). Il est difficile de dire compte tenu de son effectif constant si cette espèce est photophobe en l'absence de données couvrant au moins 24 heures.

* *Embletonia pulchra* Alder & Hancock, 1844 (fig. 2 F), "sensible" à la pollution (Poizat, 1982) est normalement épipsammique (espèce de surface du sédiment : Poizat, 1978, p. 221) avec effectif important à l'interface eau-substrat en début de nuit (fig. 3 D) puis en diminution jusqu'à 3 H 20 du matin. Il faudrait voir dans ce déclin, soit un enfoncement dans le substrat pour y rechercher bactéries et détritus (Poizat, 1978, p. 251), en dépit de la diminution de l'oxygène interstitiel, ce qui serait alors en concordance avec la grande résistance à l'anoxie prêtée aux *Embletonia* par Løyning, (1927); soit des déplacements horizontaux en direction des Herbiers de Posidonies voisins, pour y pondre ou pour y rechercher un complément de nourriture ; cette explication est étayée par Thompson & Brown (1976) qui signalent cette espèce sur des hydraires intertidaux et infralittoraux à l'Île de Man (mer d'Irlande). Ce qui pourrait signifier que cet organisme épipsammique, sporadiquement interstitiel effectuerait des incursions nutritionnelles ou reproductrices hors de son biotope, profitant de l'absence nocturne de lumière. Bien que dépourvu de cnidosacs au sommet de ses papilles, il pourrait bien ingérer des Cnidaires

comme le font les trois autres espèces connues d'*Embletonia* (Gosliner *et al.*, 1981).

**Pontohedyle milaschewitschii* (Kowalevsky, 1901), (fig. 2 G), "peu sensible" à la pollution (Poizat, 1982) conserve un effectif modeste mais stationnaire tout le long de la nuit (fig. 3 F) se maintenant à l'interface eau-sédiment pour y brouter des diatomées dont il se nourrit abondamment, comme le prouve la couleur verte de son tractus digestif (Poizat, 1978, p. 250). Par ailleurs, Hadl *et al.* (1970) ont montré que *P. milaschewitschii* exige des bactéries pour recoloniser des substrats divers, artificiellement défaunés. Les bactéries pourraient donc également participer à l'alimentation de cette espèce qui pour cette raison parait se cantonner dans la sous-strate (faible effectif à l'interface) où, précisément il y a davantage de bactéries que dans le film constamment délavé et oxygéné par les facteurs hydrodynamiques.

**Unela glandulifera* (Kowalevsky, 1901), (fig. 2 H), "peu sensible" à la pollution (Poizat, 1982), se concentre à l'interface eau-sédiment, dès le début de la nuit, pour y brouter des diatomées et certainement aussi des détritus (Poizat, 1978, p. 250). Puis, à l'instar de *Embletonia pulchra* son effectif décline (fig. 3 E) atteignant son minimum vers 03 h 30 du matin, sans qu'il soit possible d'invoquer comme pour *Embletonia* des migrations horizontales en dehors du biotope. En désertant l'interface eau-sédiment, par migrations verticales descendantes, *Unela glandulifera* semble laisser le champ libre à *Philine catena* qui, à cette heure de la nuit, est au contraire à son maximum d'abondance. Est-ce que de telles abondances en contrephase ne correspondent pas à des relations proie-prédateur entre *Unela glandulifera* (proie) et *Philine catena* réputé carnivore (Ros, 1978) ? mais rien n'est venu étayer cette hypothèse jusqu'à présent. Pourtant, ce phénomène de prédation d'un Opisthobranche interstitiel par un autre n'est pas exceptionnel : Fize (1964) suggère la possibilité que *Pseudovermis setensis* Fize 1961 qui se nourrit d'hydraires, ingère également des Microhedylidae ; tandis que Challis (1969) pense que *Pseudovermis mortoni* Challis, 1969 utilise le petit Acochlidiacea *Paraganitus ellynnae* Challis, 1968 comme un élément de sa nourriture.

**Philinoglossa helgolandica* Hertling, 1932 (fig. 2 I), "peu sensible" à la pollution (Poizat, 1982), épouse les mêmes variations que *Unela glandulifera* (fig. 3 G), dont il semble avoir le même régime alimentaire à base de bactéries et de diatomées épipsammiques ; et la même variation d'effectif, en contrephase avec celle de *Philine catena*. Faut-il y voir comme dans le cas précédent une relation proie-prédateur ? La question reste à débattre en l'absence d'observations directes.

En définitive, les données préliminaires présentées dans ce travail prouvent que l'effectif des Gastéropodes Opisthobranches interstitiels dans le film sédimentaire superficiel est soumis de toute évidence à des fluctuations de courte périodicité qui peuvent s'expliquer par le jeu de migrations verticales. De telles migrations sont extrêmement courantes ; on les connaît dans le cas de sédiments abandonnés à eux-mêmes dans des récipients plus hauts que larges (fig. 2 B), où les conditions deviennent progressivement réductrices avec pour résultat des migrations verticales ascendantes : les organismes

se concentrent alors à la surface du sable, certains *(Philine catena)* grimpant en grand nombre sur les parois, d'autres se laissant flotter passivement à l'interface eau-atmosphère, le pied dirigé vers le haut et accroché à la surface grâce à un film de mucus *(Unela glandulifera, Pontohedyle milaschewitschii* et *Embletonia pulchra)*. De semblables migrations à court terme sont la règle (Poizat, 1975) dans les dispositifs utilisés par l'auteur pour séparer les organismes de leur substrat (fig. 2 C) ; les animaux sont contraints de le quitter pour échapper aux effets de la fusion de la glace d'eau douce placée au-dessus du sable. Cette fuite des animaux s'effectue par migrations verticales descendantes vers le cristallisoir rempli d'eau de mer, placé à la base de chaque dispositif et où les animaux sont récupérés. D'ailleurs, ces migrations sont d'autant plus rapides que le sédiment est plus grossier (tableau 2). Dans le cas des graviers, plus de 77 % des Opisthobranches ont

Tableau 2 - Nombre (ΣA) et pourcentage d'Opisthobranches mésopsammiques extraits de 3 types de sédiment par la méthode de Uhlig (1968).

	24 h		48 h		72 h		96 h	
SEDIMENT	ΣA	%	ΣA	%	ΣA	%	ΣA	%
Graviers	17	77,3	5	22,7	0	0	0	0
Sables grossiers	12	70,6	4	23,5	1	5,9	0	0
Sables moyens	1	33,3	1	33,3	1	33,3	0	0

quitté leur substrat en moins de 24 heures, contre 70 % dans les sables grossiers et seulement 33 % dans les sables moyens. Si, dans les conditions artificielles décrites ci-dessus, la cause des migrations ainsi que leur célérité sont clairement définies, il n'en est pas de même dans le milieu naturel où les causes et les finalités de tels phénomènes paraissent plutôt variées. Les Opisthobranches interstitiels qui vivent à l'obscurité, au sein de substrats sableux sont certainement photophobes avec pour conséquence chez quelques espèces, la réduction voire l'absence d'yeux (Swedmark, 1968). Certains d'entre eux en effet, *(Hedylopsis spiculifera, Embletonia pulchra)* ont pu être maintenus sans inconvénient en aquarium des mois durant, dans une obscurité totale (Poizat, 1972, 1978). Cette photophobie explique peut-être les incursions essentiellement nocturnes à la surface du substrat, à finalités nutritionnelles ou reproductrices. "It has been assumed (Swedmark, 1955) that these migrations may be of importance when the animal is seeking food, particularly for the large and important category of interstitial species living on diatoms to which some of the molluscs belong" (Swedmark , 1968). D'autres travaux de terrain et de laboratoire sont de toute évidence nécessaires pour expliquer un point fondamental : celui de l'exacte finalité de ces migrations, qu'elles soient trophiques, reproductrices, ou bien liées à la variation nycthémérale du potentiel d'oxydo-réduction dans le substrat, ou de l'intensité lumineuse à sa surface ; ou à d'autres facteurs encore.

CONCLUSIONS GENERALES

Aux migrations de courte période déjà bien connues chez de nombreux organismes interstitiels des zones intertidales, le présent travail ajoute d'identiques phénomènes chez les Gastéropodes Opisthobranches interstitiels. Si les migrations verticales observées en milieu intertidal chez divers groupes interstitiels, ont pu aisément être expliquées et reliées aux variations de température, lumière, salinité, pH, oxygène, gaz carbonique, etc ..., il n'en est pas de même avec les Gastéropodes interstitiels habitant des zones plus profondes donc écologiquement plus stables. Les migrations verticales induites artificiellement ne permettent au mieux que de confirmer la probabilité de tels phénomènes dans le milieu naturel, sans toutefois en expliquer à coup sûr la finalité. Les données préliminaires présentées ici appellent sans aucun doute d'autres recherches. Il semble toutefois vraisemblable sinon acquis que les fluctuations d'abondance des Opisthobranches interstitiels à l'interface eau-sédiment, sont liées au moins partiellement au cycle journalier d'éclairement du fond ; aux variations corrélatives de la teneur en oxygène dissous dans l'eau interstitielle (du fait de la photosynthèse à la surface du biotope) et également à des migrations trophiques et reproductrices, qu'elles soient horizontales ou verticales.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BOADEN P.J.S., 1963.- Behaviour and distribution of the archiannelid *Trilobodrilus heideri*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 43 : 239-250.

BOUCHET P., 1975.- Opisthobranches de profondeur de l'océan Atlantique. 1. Cephalaspidea. *Cah. Biol. mar.* , 16 : 317-365.

BUSH L.F., 1966.- Distribution of sand fauna in beaches at Miami, Florida. *Bull. mar. Sci.*, 16 : 58-75.

CHALLIS D.A., 1969.- New species of *Pseudovermis* (Opisthobranchia, Aeolidiacea) from New Zealand and the Solomon islands. *Trans. roy. Soc. N.Z.*, (Biol. Sci.) 11 : 153-165.

FIZE A., 1964.- Contribution à l'étude de la microfaune des Sables littoraux du golfe d'Aigues-Mortes. *Vie et Milieu*, 14 : 669-774.

GOSLINER T. & GRIFFITHS J., 1981.- Description and revision of some South African Aeolidacean Nudibranchia (Mollusca, Gastropoda). *Ann. S. Afr. Mus.*, 84 (2) : 105-150, 22 figs, 5 tables.

GRAY J.S., 1966.- The response of *Protodrilus symbioticus* Giard (Archiannelida) to light. *J. an. Ecol.*, 35 : 55-64.

HADL G., KOTHBAUER H., PETER R. & WAWRA E., 1970.- Substratwahlversuche mit. *Microhedyle milaschewitschii* (Gastropoda, Opisthobranchia : Acochlidiacea). *Oecologia*, 4 : 74-82.

LØYNING P., 1927.- Nudibranchs from Bergen, collected in the neighbourhood of the Biological Station at Herdla. *Nyt. Mag. Naturw.*, Oslo, 65 : 243-263.

Mc INTYRE A.D., 1969.- Ecology of marine meiobenthos. *Biol. Rev.*, 44 : 245-290.

ODHNER N.H., 1939.- Observations on *Hedylopsis suecica* Odhner. *Proc. malac.Soc. London*, 23 (4) : 231-235, fig. 1-3.

PICARD J., 1965.- Recherches qualitatives sur les biocoenoses marines de substrats meubles dragables de la région marseillaise. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 52 (Bull. 36) : 1-160.

POIZAT C., 1972.- Méthodes d'élevage des Gastéropodes Opisthobranches de petites et moyennes dimensions. Mise au point d'un circuit fermé en eau de mer. Premiers résultats. *Téthys*, 4 (1) : 251-268.

POIZAT C., 1975.- Techniques de concentration des Gastéropodes Opisthobranches mésopsammiques en vue d'études quantitatives. *Cah. Biol. mar.*, 16 : 475-481.

POIZAT C., 1978.- Gastéropodes mésopsammiques de fonds sableux du golfe de Marseille : écologie et reproduction. Univ. Aix-Marseille III, Thèse Doct. Sci., Marseille, I : 1-301 ; II : fig. 1-84, pl. 1-17.

POIZAT C., 1981.- Signification écologique de quelques Gastéropodes Opisthobranches mésopsammiques des côtes de Provence. *Haliotis* 11 : 201-212.

POIZAT C., 1982.- Mesopsammic Opisthobranchs from the provençal coast (Marseilles, Bouches-du-Rhône, France) : long term variations of the populations. *Journal of Molluscan Studies*, Suppl. 12 a (in press).

POIZAT C., 1983.- Seasonal variations of Mediterranean interstitial Opisthobranch Assemblages. *Hydrobiologia* (in press).

RENAUD-DEBYSER J., 1963.- Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas. *Vie et Milieu*, Suppl. 15, Paris, Hermann : 157 pp.

ROS J.D., 1978.- La alimentacion y el sustrato en los opistobranquios ibericos. *Oecologia aquatica* 3 : 153-166.

SWEDMARK B., 1955.- Recherches sur la morphologie, le développement et la biologie de *Psammodrilus balanoglossoides* Polychète sédentaire de la microfaune des sables. *Archs. Zool. exp. gen.*, 92 : 141-220.

SWEDMARK B., 1968.- The biology of interstitial mollusca. *Symp. zool. Soc. London.*, 22 : 135-149.

THOMPSON T.E. & BROWN G.H., 1976.- British opisthobranch molluscs. *Linnean Society* of London, *Academic Press* : 203 pp.

UHLIG G., 1968.- Quantitative methods in the study of interstitial fauna. *Trans. amer. micr. Soc.*, 87 (2) : 226-233.

Haliotis, 13, 1983
p. 45 à 52

A PROPOS DU REGIME ALIMENTAIRE D'*HAMINEA HYDATIS* (LINNE, 1758), (MOLLUSQUE,OPISTHOBRANCHE)

par
Danièle BOULCH-BLEAS
Laboratoire de Biologie et Biochimie marines
IUT - 17026 LA ROCHELLE - Cedex

ABSTRACT: ABOUT THE DIET OF *HAMINEA HYDATIS* (LINNE, 1758) (OPISTHOBRANCH, MOLLUSC).

In some sea-marshes half way down the French Atlantic coast, *Haminea hydatis* presents among benthic animals a particularly important biomass (about 450 Kg/Ha during spring). Therefore this Mollusc holds privileged place in these biocoenosis. Our observations show that the diet of *Haminea hydatis* mainly consists of microalgae and of seaweeds which grow in these marshes. On account of its large number and rapid reproduction cycle, *Haminea hydatis* could be an interesting source of food for Soleidae which are experimentally being bred there. As a matter of fact, these Molluscs have been found in stomach of the first flat fishes to be bred experimentally in these marshes, justifying a study of population dynamics of *Haminea hydatis*.

RESUME:

Dans certains marais charentais, *Haminea hydatis* représente parmi les formes vagiles, une biomasse particulièrement importante (environ 450 Kg/Ha au printemps). De ce fait ce Mollusque tient une place privilégiée dans ces biocoenoses. Nos observations montrent que le régime alimentaire des *Haminea hydatis* est essentiellement constitué des algues monocellulaires (principalement Diatomées) ainsi que des algues macrophytes qui se développent dans ces marais. Par sa quantité, son cycle de renouvellement rapide, *Haminea hydatis* pourrait constituer une source de nourriture potentielle intéressante vis-à-vis des Soles que l'on tente d'y élever, puisque ces Mollusques ont été retrouvés dans le contenu stomacal des premiers poissons plats mis en expérience dans ces bassins, justifiant une étude en cours de dynamique de population d'*Haminea hydatis*.

INTRODUCTION:

Le régime alimentaire de quelques espèces du genre *Haminea* a fait l'objet d'observations par divers auteurs: Vayssière (1880) constate qu'*Haminea hydatis* est herbivore. Elle se nourrit d'algues et de feuilles de Zoostères. Berrill (1931) confirme cette observation mais cependant on ne peut affirmer catégoriquement qu'il s'agisse de la même espèce. Tchang-Si (1931) dans ses élevages, nourrit *Haminea hydatis* d'*Ulva* et de *Cladophora* et réussit à les maintenir en vie pendant plus de deux mois. Fretter (1939) note que dans certains cas de petits bivalves peuvent être ingérés par les *Haminea*. Rudman (1971) indique que *Haminea zelandiae* se nourrit d'Entéromorphes et du film de Diatomées recouvrant les Zoostères. Elles ingèrent difficilement des algues telles que les Ulves dont la structure en lame se prête mal à leur préhension par les pièces buccales de ce Mollusque. Ces observations qui n'ont pas donné lieu à des expériences semblent indiquer que les *Haminea* sont des herbivores éclectiques pouvant ingérer parfois des proies animales.

OBSERVATIONS IN SITU:

Des *Haminea. hydatis* ont été prélevés sur le terrain. L'examen microscopique des fécès émis et des contenus stomacaux révèle la présence d'Algues filamenteuses de type Cladophorales, de Diatomées et de nombreuses gouttelettes lipidiques. Précisons qu'aussi bien au niveau stomacal qu'au niveau des fécès, les végétaux sont très incomplètement digérés: des cellules intactes voisinent avec d'autres totalement vidées de leur substance vivante. Il semble cependant que les Algues macrophytes soient moins bien assimilées que les Algues monocellulaires.

ETUDE DU PREFERENDUM ALIMENTAIRE AU LABORATOIRE:

Cas des larves.

L'élevage des jeunes stades benthiques de divers Opisthobranches montre que leur régime alimentaire n'est pas toujours aussi éclectique que celui des adultes. En effet, ces derniers se nourrissent en général d'un nombre plus élevé d'espèces. Ceci est connu en particulier pour des formes carnivores (Tardy et Bordes, 1978).

Rappelons qu'il n'y a pas de prise de nourriture chez *Haminea hydatis* avant la métamorphose : les réserves vitellines suffisentjusqu'à la fin de la vie pélagique, très courte, (de 8 à 12h à 22°C), (Boulch-Bléas, 1982). Lorsque ces réserves s'épuisent, la couleur jaune de la masse viscérale s'estompe. Elle est remplacée progressivement par une coloration brune qui s'est révélée être d'origine nutritionnelle.

Nous avons donc réalisé des observations sur des jeunes en élevage à partir de pontes prélevées dans la nature. Les pontes ont été isolées dans de petits bacs d'une contenance de 250 ml. Un bulleur permet d'en aérer l'eau qui est renouvelée tous les deux jours dès que les larves sont devenues benthiques. Les bacs sont maintenus à température ambiante (20 à 25°C) et en lumière naturelle.

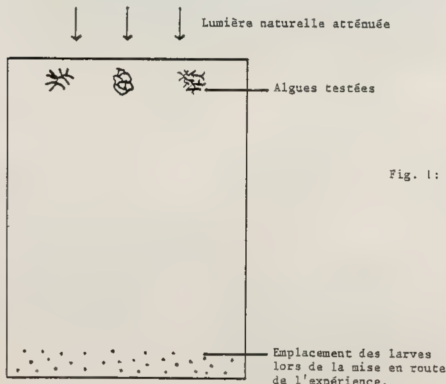


Fig. 1: Bac servant à tester le preferendum alimentaire des larves d'*H.hydatis*. (vue de dessus)

L'expérience réalisée dans l'un de ces bacs (Fig. 1) est la suivante: on dispose un fragment d'*Ulva curvata* (nettoyé), quelques filaments de *Lola capillaris* et des Diatomées à l'une des extrémités du bac et les larves à l'autre. Ainsi, la distance à parcourir par les larves pour atteindre l'une ou l'autre espèce d'Algues est sensiblement la même. Dans ces conditions, en l'absence de preferendum marqué vis à vis de l'une ou l'autre des Algues, les larves devraient se répartir de façon homogène et inversement. Les résultats obtenus sont consignés dans le tableau 1 et montrent que 69% des larves ont été attirées par les Diatomées, contre 6% par *Ulva curvata* et 5% pour *Lola capillaris*, tandis que 19% n'étaient attirées par aucune des nourritures proposées.

Tableau 1: Recherche expérimentale du preferendum alimentaire des larves d'*Haminea hydatis*.

Expérience n°	Nombre de larves attirées par: *U.curvata*	*L.capillaris*	Diatomées	Nombre de larves non attirées par les 3 nourritures proposées.	Nombre total de larves en expérience
1	3	1	10	12	26
2	2	0	22	2	26
3	0	3	22	1	26
Total	5	4	54	15	78
%	6,41	5,13	69,23	19,23	100

Les larves observées sous la loupe binoculaire agrippent et ingèrent les Diatomées. La transparence des téguments à ce stade permet en effet de suivre clairement le processus d'ingestion et le transit des aliments jusqu'à la glande digestive. Au contraire, les individus relevés sur les Algues macrophytes ne nous ont pas permis d'observer une activité de nutrition et les fragments d'Algues sont apparus intacts. Par conséquent, il semble que les Diatomées constituent la nourriture quasi exclusive des larves d'*Haminea hydatis*.

Cas des adultes.

Matériel.

Les animaux utilisés proviennent d'un bassin d'une ferme aquacole du marais littoral charentais. Tout juvénile de taille inférieure à 5 mm en extension est exclu de l'expérience.

Toutes les Algues macrophytes que nous avons testées ont été récoltées dans le bassin d'où proviennent les *Haminea hydatis*. Il s'agit de:
Lola capillaris (Kützing) Hamel: Cladophorale Phéophycée;
Ulva curvata (Kützing) De Toni: Ulvale Chlorophycée;
Cladophora sericea (Hudson) Kützing: Cladophorale Chlorophycée;
Enteromorpha flexuosa (Wulfen ex Roth) J. Agardh: Ulvale, Chlorophycée.

Ces espèces représentent la couverture végétale quasi exclusive du bassin avec une dominance saisonnière de *L.capillaris* au printemps et de *C. sericea* en été. Les Entéromorphes en quantité faible dans ce bassin n'ont pas été testées. Enfin, dans le seul cas où cela s'est avéré réalisable (*Ulva curvata*), nous nous sommes efforcés de supprimer mécaniquement par grattage ménagé sous contrôle de la loupe binoculaire, le revêtement d'algues unicellulaires qui pouvait recouvrir la fronde. Nous avons alors testé *Ulva curvata* soit dépourvue de son film d'algues épiphytes, soit avec.

Protocole expérimental.

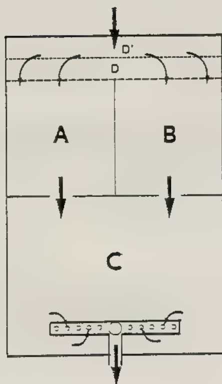


Fig. 2: Schéma du dispositif expérimental mis en oeuvre pour déterminer le preferendum alimentaire d'*Haminea hydatis*. Les flèches indiquent le sens du courant.

L'appareil destiné à tester le preferendum alimentaire (Fig. 2) a déjà été utilisé au laboratoire avec d'autres espèces de Mollusques, (Delaloi et Tardy, 1976 ; Tardy et Bordes, 1978). Il s'agit d'un bac cloisonné où l'eau qui est reçue en D' passe en D, au travers d'une cloison finement perforée ; puis l'eau gagne les compartiments A et B, qui ne communiquent pas entre eux mais avec un compartiment C, chacun par un orifice circulaire de 2 cm de diamètre. Une crépine évacue l'eau de mer à partir du compartiment C vers l'extérieur. Le dispositif expérimental est placé dans un aquarium en circuit fermé d'une capacité de 600L. à programmation de température et de lumière.

Avant l'expérimentation, les *Haminea hydatis* ont été mises à jeûner pendant une dizaine de jours. L'aquarium est thermostaté à 18 ± 1°C et la photopériode est 12L/12D. Au début de l'expérience, mise en route vers 16H, chaque jour les animaux sont placés dans le compartiment C. Elle a été répétée de 10 à 15 fois pour chaque espèce d'algues testées en ayant soin d'inverser chaque jour la position de chacune des algues testées de A en B et de B en A, après un nettoyage minutieux du bac expérimental. Le lendemain, après environ 18 H d'expérience, les animaux sont dénombrés dans chaque compartiment A, B et C.

Résultats.

Les résultats sont consignés dans les tableaux ci-après. Ils montrent que si aucune des algues ne semble dédaignée, seules les Diatomées paraissent constituer une nourriture préférentielle (tableaux 4 et 7) puisque lorsque les Diatomées sont mises en concurrence avec des algues macrophytes même non débarassées des Diatomées, une majorité d'individus se retrouve sur les algues unicellulaires.

Les résultats des expériences comparant l'attrait suscité vis à vis de ces Mollusques par *Ulva curvata* recouverte de son film d'algues unicellulaires et *Ulva curvata* nettoyée confirme bien cette analyse (tableau 6). Cependant aucun preferendum entre les divers macrophytes testés n'a pu être mis en évidence au cours de nos expériences. (Tableaux 2, 3, 5).

DISCUSSION ET CONCLUSION.

En ce qui concerne les larves d'*Haminea hydatis*, il apparait clairement que leur régime alimentaire est représenté exclusivement par le film d'algues unicellulaires, -principalement constitué de Diatomées- qui recouvre le fond du marais et les frondes des diverses algues que l'on rencontre dans ces pièces d'eau.

Les adultes marquent une nette préférence pour le film d'algues unicellulaires mais ils ingèrent aussi des fragments d'algues macrophytes: l'attaque des frondes d'*Ulva curvata* nettoyées tend à prouver qu'il s'agit d'un processus actif de broutage et non d'un phénomène accidentel survenant lorsque l'animal arrache le film de Diatomées qui recouvre ces frondes.

On peut par conséquent conclure que si les larves ont un régime alimentaire restreint au seul film d'algues unicellulaires, les adultes tout en conservant une préférence marquée pour ce type d'aliment élargissent leur choix en acceptant également diverses algues macrophytes. La structure de leur tube digestif semble toutefois beaucoup moins bien adaptée à l'assimilation de ces végétaux pluricellulaires comme le montre l'examen de leurs fécès où s'observent de nombreuses cellules intactes.

Il est probable que les modifications du régime alimentaire surviennent au fur et à mesure de la croissance des juvéniles lorsque la taille des pièces buccales devient compatible avec le prélèvement d'algues pluricellulaires. Cependant il se confirme qu'*Haminea hydatis* se nourrit avant tout en prélevant le film d'algues unicellulaires qui se développent dans ces marais saumâtres. Sa participation a une éventuelle limitation de la prolifération des algues macrophytes, souci constant des aquaculteurs, ne semble donc pas pouvoir être envisagée: en effet, même lorsque ces Mollusques sont très nombreux, comme c'est le cas dans le marais étudié; les macrophytes y demeurent très abondants, recouvrant 90% de sa surface. Peut-être pourrait-il y avoir une compétition entre *Haminea hydatis* et la Palourde si celle-ci se confirmait comme un "deposit feeder " (Bodoy et Al, 1983 ; Begin, 1983). Enfin, la prise de nourriture animale nous apparait comme un phénomène purement accidentel que nous n'avons pas eu l'occasion d'observer.

Tableaux récapitulatifs des expériences effectuées pour déterminer le préférendum alimentaire d'*Haminea hydatis:*

Date	Nombre total	Bac sans algue	Bac *U.curvata*	Bac *L.capillaris*
9/03	76	34	32	10
10/03	75	27	27	21
11/03	75	19	34	22
12/03	75	54	11	9
13/03	75	51	13	11
14/03	73	48	22	3
15/03	73	49	9	15
16/03	70	41	17	12
17/03	70	32	15	13
18/03	70	42	17	11
19/03	70	40	15	15
22/03	70	48	12	10
23/03	69	49	13	7
24/03	69	54	11	4
25/03	68	31	15	18
26/03	67	27	18	12
Total	1145	646	281	193
%	100	56	25	17
			*59	*41

TABLEAU n° 2

Date	Nbre total *H.hydatis*	Bac sans algue	Bac *U.curvata*	Bac *Cladophora sericea*
11/05	75	7	35	33
12/05	75	0	41	34
13/05	73	10	32	31
14/05	71	5	34	30
15/05	71	31	22	18
16/05	70	26	23	21
17/05	69	36	18	15
18/05	67	32	22	13
19/05	65	30	17	18
20/05	65	11	28	26
24/05	64	22	26	16
25/05	63	12	25	26
26/05	63	16	23	24
27/05	62	9	31	22
28/05	61	15	26	20
29/05	61	28	15	18
Total	1075	290	418	367
%	100	27	39	34
			*53	*47

TABLEAU n° 3

Date	Nbre total *H.hydatis*	Bac sans algue	Bac Diatomées	Bac *Ulva curvata*
20/05	51	15	18	18
21/05	50	15	25	10
22/05	50	17	16	17
23/05	50	22	19	9
24/05	50	18	19	13
25/05	49	19	20	10
26/05	49	18	22	9
28/05	48	16	16	16
29/05	48	8	22	18
30/05	44	16	22	6
1/06	39	10	19	10
Total	528	174	218	136
%	100	33	41	26
			* 62	*38

TABLEAU n° 4

Date	Nombre total *d'H. hydatis*	Bac sans algue	Bac *L.capillaris*	Bac *C.sericea*
12/07	30	11	6	13
13/07	26	8	8	10
14/07	26	16	6	4
15/07	25	5	13	7
16/07	25	13	8	4
17/07	25	4	12	9
18/07	24	7	10	7
19/07	24	12	7	5
20/07	23	12	6	3
Total	228	88	76	62
%	100	39	33	28
			* 55	* 45

TABLEAU n°5

Date	Nombre total *d'H. hydatis*	Bac sans algue	Bac *U. curvata* sans Diatomées	Bac *U. curvata* avec film Diatomées
20/05	41	26	10	5
23/05	41	11	12	18
24/05	41	17	8	16
25/05	41	14	11	16
26/05	40	4	12	24
27/05	40	11	11	18
28/05	40	16	10	14
29/05	39	11	12	16
30/05	39	12	6	21
31/05	39	17	12	10
1/06	39	19	5	15
Total	440	158	109	173
%	100	36	24	40
			* 39	* 61

TABLEAU n°6

Date	Nombre total *d'H. hydatis*	Bac sans algue	Bac Diatomées	Bac *L. capillaris*
11/07	40	15	15	10
12/07	40	8	22	10
13/07	40	11	20	9
14/07	40	9	16	15
15/07	40	13	15	12
16/07	39	12	20	7
17/07	39	11	16	12
18/07	39	12	15	12
19/07	39	16	14	9
20/07	39	14	18	7
21/07	38	5	21	12
22/07	38	8	15	15
Total	471	134	207	130
%	100	28	44	28
			* 61	* 39

TABLEAU n°7

* Ces pourcentages ne tiennent compte que des *Haminea hydatis* se trouvant sur les algues.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

BEGIN, M., 1983 - Recherches de facteurs limitant la croissance des Palourdes japonaises en élevage. D.E.A. Université de Poitiers, 28p.

BERRILL N.J., 1931 - The Natural history of *Bulla hydatis*. *Linn. J. mar. biol. Ass. U.K.* 17: 567-571.

BODOY, A. et PLANTE CUNY, M.R., 1983 - Relations entre l'évolution saisonnière des populations de Palourdes et celle des microphytes benthiques et planctoniques, (Golfe de Fos, France). *Haliotis (sous presse)*.

BOULCH-BLEAS, D., 1982 - Cycle biologique d'*Haminea hydatis* (Linné, 1758), (Mollusque, Opisthobranche) dans une ferme aquacole du marais littoral charentais: son importance dans la biocoenose du marais. D.E.A. Université de Poitiers, 89p.

DELALOI, B. et TARDY, J., 1976 - Régime alimentaire et éthologie prédatrice de *Berthella plumula* (Montagu, 1803), Mollusque, Opisthobranche. *Haliotis*, 6: 273-280.

FRETTER, V., 1939 - The structure and function of alimentary canal of some Molluscs with a note on excretion. *Trans. Roy. Soc.* Edinb. 59: 599-646.

RUDMAN, W. B., 1971 - Structure and function of the gut in the *Bullomorpha* (Opisthobranchia) part I. Herbivores. *J.Nat. Hist.* 5: 647-675.

TARDY, J. et BORDES, M., 1978 - Régime, préferendum et éthologie prédatrice des Aeolidae des côtes de France. *Haliotis*, 9 (2): 43-52.

TCHANG-SI, 1931 - Contribution à l'étude des Mollusques Opisthobranches de la côte provençale. Thèse, Sci. Lyon, 211p., 8 pl.

VAYSSIERE, A., 1880 - Recherches anatomiques sur les Mollusques de la famille des Bullidés. *Ann. Sci. nat. Zool.*, Ser.6, 9: 1-123, Pls.1-12.

Haliotis, 13, 1983
p. 53 à 58

RELATIONS OVULO-FOLLICULAIRES CHEZ PATELLA COERULEA LMK., AU COURS DE LA MATURATION DE L'OVOCYTE.

par
Nacer BENMERADI*, Liliane FRENKIEL** et Marcel MOUËZA**

* Laboratoire de Biologie Marine, Institut de Biologie, U.S.T.H.B. B.P. 9 DAR EL BEIDA, ALGER, ALGERIE.

** U.E.R. de Biologie, Université Antilles-Guyane, POINTE-A-PITRE GUADELOUPE.

ABSTRACT: OVULO-FOLLICULAR RELATIONSHIPS IN PATELLA COERULEA LMK. (MOLL.GAST.PROSOBRANCH)

The relationship between ovocytes and follicular cells which occur in Patella cœrulea appear to be different from those described for other molluscs. Follicular cells, joined by desmosomes, tighly surround the young ovocyte. During maturation, expansions of the ovocyte surface differenciate to form clusters of microvilli located in the periovular spaces delimited by the follicular cells. The microvilli are carried on a "stalk" formed of microfilaments. Later, the follicular cells lose their close relationship with the ovocytes, the surfaces of which become covered with microvilli through which a fibrous material is expelled. The follicular cells come to form a thin envelope around this extruded material which forms a thick layer around the ovocytes. Contact of the oocyte with seawater, which is necessary for at least 15 mn for activation to occur prior to fertilization, may have the effect of separating the follicular cells and modifying the periovular fibrous coating, allowing fertilization, but with an efficient control of polyspermy.

KEY-WORDS: Ovocyte - Follicular cell - Microvilli - Glycocalyx - Marine invertebrate .

MOTS-CLES: Ovocyte - Cellule folliculaire - Microvillosités - Glycocalyx - Invertébré marin.

INTRODUCTION

Les difficultés rencontrées dans la pratique de la fécondation artificielle de certaines espèces de mollusques marins (Frenkiel et Mouëza 1979) nous ont incité à étudier les relations ovulo-folliculaires. Peu de travaux ont été consacrés à ces relations qui apparaissent déterminantes dans la formation des enveloppes ovulaires et par là même dans la fécondation. Les résultats préliminaires rapportés ici ont trait au travail réalisé chez les Patellidae, notamment, Patella cœrulea dont la fécondation est facilement réalisable (Dodd 1957).

MATERIEL ET METHODES

L'ovaire de Patella cœrulea a été fixé entre 2°C et 4°C par la technique de fixation de Hirsch et Fedorko (1968) adaptée aux mollusques marins (Mouëza, 1981; Frenkiel et Mouëza, 1981). Les concentrations de glutaraldehyde-1%- et de tétroxyde d'osmium-1%- ont été modifiées dans des proportions non critiques (Glauert, 1975). L'osmolarité du vecteur a été ajustée à 1300 mOsm et le PH du mélange de fixation à 6,8. Après un lavage en solution saline à 1300mOsm, la post fixation à l'acétate d'uranile en solution aqueuse à 2% a été de 30 mn. L'inclusion des pièces a été effectuée en araldite (Durcupan ACM), après une imprégnation en trois bains de une heure à 45°C à l'étuve sous vide. Les coupes ont été réalisées à l'ultrotome LKB III au couteau

de verre et recueillies sur grilles de 100 mesh revêtues de collodion.Elles ont été contrastées par du citrate de plomb(Reynolds,1963) et observées au M.E.T. Hitachi HU 12 A de l'Institut National Agronomique d'Alger.

RESULTATS

Chez Patella cœrulea ,nous avons distingué trois stades dans les relations ovulofolliculaires.

1. Stade 1:

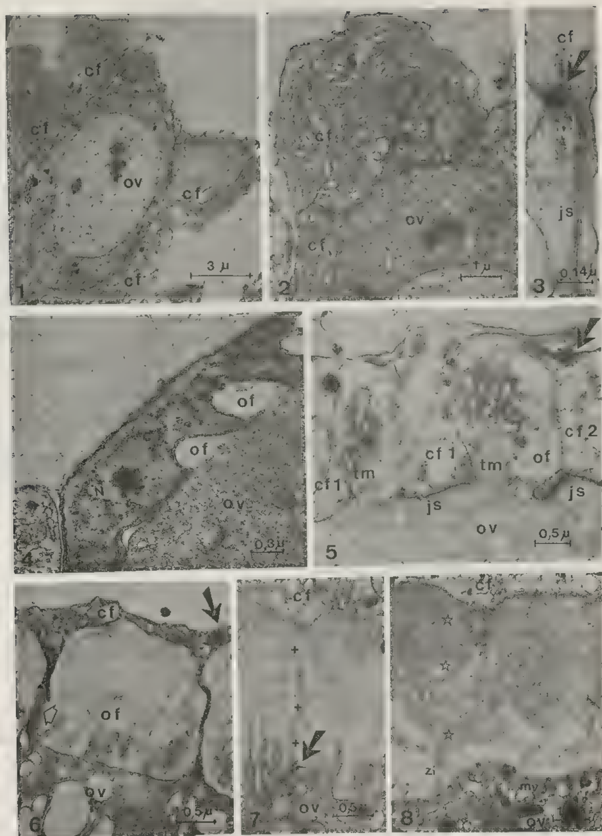
Le jeune ovocyte(fig.1,ov) possède un noyau volumineux où l'euchromatine prédomine; les nucléoles denses en nombre variable.L'hétérochromatine est réduite à quelques mottes sans relation avec l'enveloppe nucléaire dont les très nombreux pores sont la preuve d'une intense activité de synthèse.Le cytoplasme chargé de ribosome a en outre un réticulum endoplasmique granuleux développé,au contraire du réticulum endoplasmique lisse et de l'appareil de golgi et des mitochondries éparses.L'ovocyte développe deux types de jonctions au contact des cellules folliculaires(fig.2):

- des desmosomes au niveau des contacts folliculo-folliculaires(fig.3,flèche noire)
- des jonctions septées(js)entre ces desmosomes.

Les cellules folliculaires(cf) au nombre de 6 à 9 forment un revêtement continu appliqué à la membrane de l'ovocyte(fig.1 et 2),l'isolant du milieu intra ovarien.Elles sont reliées entre elles par des desmosomes(fig.2 et 3)situés aux pôles apical et basal de leur membrane latérale et par des jonctions septées entre ces desmosomes.A ce stade les cellules folliculaires possèdent un noyau volumineux peu dense aux electrons,comprenant un ou plusieurs nucléoles.Le réticulum endoplasmique granuleux est important (fig.2),le réticulum endoplasmique lisse presque inexistant,les structures de l'appareil de golgi n'ont pu être mises en évidence.Les mitochondries possèdent de nombreuses crêtes.Les nombreuses inclusions denses observées sont probablement des corps résiduels résultant de l'activité lysosomale.

2. Stade 2:

Le nombre de cellules folliculaires(cf) demeure inchangé alors que l'ovocyte augmente de volume (fig.4),ce qui explique la réduction de leur hauteur par rapport au stade précédent.Leur noyau(N)demeure volumineux.Il occupe toute la hauteur de la cellule.Sa remarquable plasticité lui permet de s'étaler et d'épouser les dépressions de la membrane plasmique.Le cytoplasme comprend de nombreuses citernes de réticulum endoplasmique granuleux(re),ainsi que de nombreuses mitochondries à matrice dense aux électrons.Les rapports ovulofolliculaires sont caractérisés par des décollements localisés,de leur membrane plasmique,premiers indices de formation de chambres interovulofolliculaires(of).Ces chambres(fig.5) peuvent se former entre deux cellules folliculaires(cf_1 et cf_2) ou à l'intérieur d'une cellule folliculaire (cf_1),après rupture limitée de la jonction septée.Des expansions de la membrane plasmique ovocytaire formées de touffes de microvillosités(tm) occupent immédiatement les chambres.Les microvillosités recouvertes d'un glycocalyx fibreux portées par un"pédoncule" riche en microfilaments ,s'étalent à mesure que les contacts entre ovocyte et cellules folliculaires deviennent plus lâches avec la disparition des jonctions septées.Ces microvillosités sont en outre recouvertes de longs filaments qui occupent les chambres dont le volume croît progressivement. Elles finissent par recouvrir toute la surface de l'ovocyte.Les cellules folliculaires conservent leur système de jonctions entre elles;leur membrane plasmique ne différencie pas de


cf
cf
ov
cf
cf
3 µ
1
cf
ov
cf
1 µ
2
cf
js
0,14 µ
3
of
of
N
ov
0,3 µ
4
cf 2
cf 1
tm
of
cf 1
tm
js
js
ov
0,5 µ
5
cf
of
ov
0,5 µ
6
cf
ov
0,5 µ
7
cf
zi
my
ov
8

microvillosités.

3. Stade 3:

L'abondance du matériel fibreux augmente considérablement(fig.6).La structure du glycocalix devient plus dense entre les microvillosités.L'expansion des chambres ovulo-folliculaire laires repousse les cellules folliculaires à la périphérie.Ces dernières restent en relation avec l'ovocyte au niveau des desmosomes par des prolongements(fig.7"+") qui peuvent arriver jusqu'à la surface ovocytaire ou entraîner une expansion de la membrane ovocytaire(fig.6"flèche blanche"). A la fin de ce stade,les cellules folliculaires ne forment qu'une couche mince périphérique(fig.8).L'ovocyte,dès lors,est entouré d'une enveloppe dans laquelle nous distinguons trois zones:

-la zone interne(zi),optiquement vide,tout contre les microvillosités;

-la zone moyenne,fibreuse("étoile blanche"),dense aux électrons de loin,la plus importante;

-la zone périphérique mince constituée par les cellules folliculaires résiduelles(cf).

DISCUSSION

Le nombre des cellules folliculaires apparaît variable selon les espèces,six chez Lymnea stagnalis(Rigby,1979),dix huit à vingt chez le polyplacophore Trachydermon cinereus (Durfort,1981),six à neuf chez Patella cœrulea.Les jonctions ovulo-folliculaires et interfolliculaires sont aussi de deux types,desmosomes et jonctions septées chez les différents mollusques étudiés(Anderson,1969;Durfort,1974;Griffond et Gomot,1979;Rigby,1979). Seul Rigby (1979)signale en outre la présence d'interdigitations entre l'ovocyte et les cellules folliculaires.Chez P.cœrulea,lorsque l'ovocyte s'accroît,les cellules folliculaires restent jointives entre elles,ce qui entraîne leur aplatissement et leur étalement.Par contre,la croissance de l'ovocyte de Viviparus viviparus(Griffond,1979)provoque la rupture de cette continuité des cellules folliculaires.Un travail en cours sur le même sujet chez Donax trunculus montre que dans ce cas,les cellules folliculaires se séparent précocement et que la membrane ovocytaire différencie des microvillosités dès qu'elle se trouve libre de tout contact.Les travaux d'Anderson(1969),de Durfort(1979 et 1982),ainsi que le notre,suggèrent un mécanisme plus complexe pour l'apparition des microvillosités puisqu'il suffit d'un décollement de la membrane folliculaire pour que surgissent des microvillosités au niveau de la membrane ovocytaire.Par contre,les cellules folliculaires ne développent jamais de microvillosités.

Griffond(1979)et Rigby(1979) suggèrent qu'avec un réticulum endoplasmique abondant et un appareil de golgi développé,la cellule folliculaire procède à une synthèse active de protéines qui sont déversées dans l'espace ovulo-folliculaire,provoquant le décollement de l'ovocyte et par là même la formation des chambres inter-ovulo-folliculaires.D'après Guerrier (1978) et Witcenberg (1978),cités par Schroeder(1979)"une synthèse de protéase est déclenchée au début de la maturité ovocytaire dans le cytoplasme ovocytaire,permettant de détruire les jonctions ovulo folliculaires". Ce mécanisme pourrait être aussi à l'origine de la formation des chambres.Il ne nous est pas possible de prendre parti actuellement sur la formation de ces cavités car la richesse,tant des cellules folliculaires que de l'ovocyte en réticulum endoplasmique granuleux permet en fait aux unes ou à l'autre d'être à l'origine de ces chambres à moins qu'elles ne procèdent d'une origine mixte.

Les microvillosités formées avant tout contact avec le milieu intra ovarien appa-

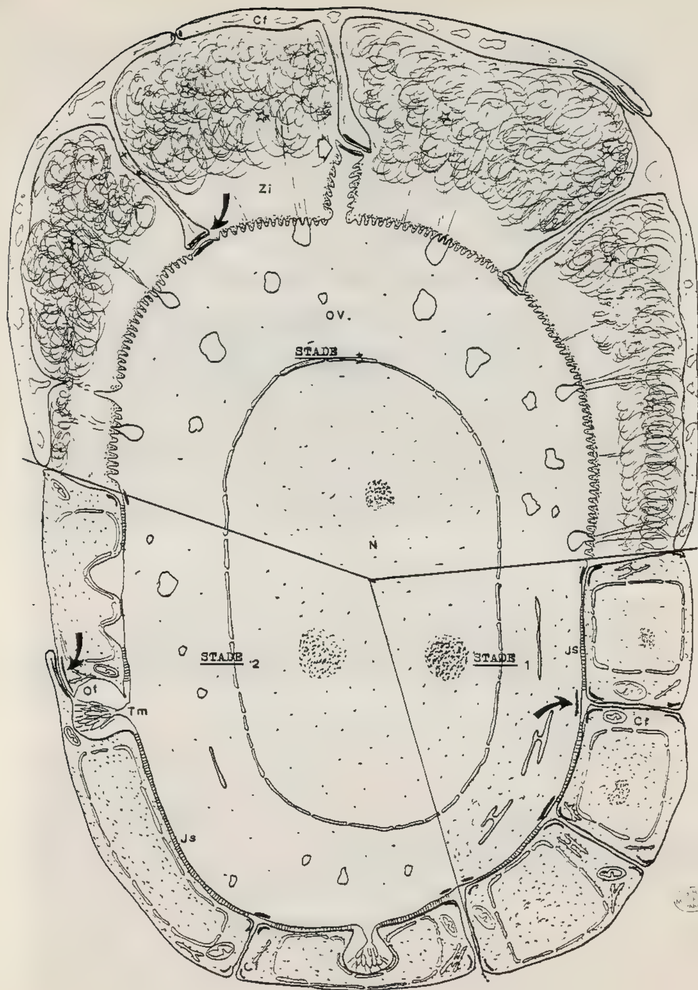


DIAGRAMME DE L'EVOLUTION DES RELATIONS OVULO-FOLLICULAIRES CHEZ P.CŒRULEA AU COURS DE LA MATURATION OVOCYTAIRE.

raissent au début,regroupées en touffes qui s'étalent tandis que le glycocalyx se développe. Elles présentent à leur extrémité apicale un materiel fibreux de plus en plus abondant à mesure qu'elles se développent.

Le matériel fibreux des chambres inter ovulo folliculaires pourrait être donc d'origine ovocytaire chez P.cœrulea et non comme le décrivent Anderson(1969) et Durfort(1979,1982) d'origine folliculaire.A la périphérie de la gangue fibreuse,les cellules folliculaires demeurent toujours jointives mais lors de la ponte,l'eau de mer provoquera probablement leur éclatement permettant la fécondation.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDERSON,E.,1969 - Oocyte follicle cell differentiation in two species of Amphineurans(Mollusca) Mopila mucosa and Chaetopleura apiculata.J.Morph.,129,89-126.

DODD ,1957,- Artificial fertilisation,larval development and metamorphosis in Patella vulgata L. and Patella cœrulea L . Pubbl.Staz.Zool.Napoli,29,172-186.

DURFORT,M.,1974 - Ultrastructura de las expansiones de los ovocitos de Trachydermon cinereus (Mollusca polyplacophora).Bol.R.Soc.española Hist.Nat.(Biol),72,281-288.

DURFORT,M.,BARGALLO,R.,BAZZO,M.G.,LOPEZ CAMPS,J.,et FONTARNAUX,R., 1981 - Forma i ultrastructura dels oocits de Trachydermon cinereus Thiele(Mollusca,polyplacophora),Butll.Soc. Cat. de Biol.,5-6.

DURFORT,M.,BARGALLO,R.,BAZZO,M.G.,LOPEZ CAMPS,J. et FONTARNAUX,R.,- 1982 - Relationship between follicular cells and oocytes of Trachydermon cinereus Thiele(Mollusca,polyplacophora).Malacologia,22(1-2),211-217.

GRIFFOND,B.,1979 - Evolution des relations entre ovocyte et cellules folliculaires au cours de l'ovogenèse de la paludine Viviparus viviparus(Gasteropoda prosobranche).Malacologia 18,369-372.

GRIFFOND,B. et GOMOT,L.,1979 - Ultrastructural study of the follicle cells in the Freshwater Gasteropod Viviparus viviparus L.,Cell Tissues Res.,202,25-32.

HIRSCH,JG. et FEDORKO,M.A.,1968 - Ultrastructure of human leukocytes after simultaneous fixation with glutaraldehyde and osmium tetroxide and post fixation in uranyl acetate. J.Cell Biol.,38,615-627.

MOÜEZA,M.,1981 - La fixation de Hirsch et Fedorko une méthode de routine méconnue.Bull.Soc. Hist.Nat.Afrique du Nord,69,73-79.

MOÜEZA,M.,et FRENKIEL,L.,1982 - Ultrastructure des statocytes chez Scrobicularia plana et Tellina tenuis(Moll.Lam.Tellin.)J.Moll.Stud.,48,148-158.

REYNOLDS,E.S.,1963 - Contraste au citrate de plomb des coupes fines.J.Biophys.Biochem.Cytol. 17,208.

RIGBY,J.E.,-1979 - The fine structure of the oocyte and folicle cells of Lymnaea stagnalis with special reference to the nutrition of the oocyte.Malacologia,18,377-380.

SCHROEDER,P.C.,LARSEN,J.H. and WALDO,A.E.,1979 - Oocyte follicle cell relation ships in the starfish.Cell tissue Res.,203,249-256.

Haliotis, 13, 1983
p. 59 à 66

LES CALCULS DU RENDEMENT NET DE CROISSANCE : APPLICATION A UNE POPULATION DE *CHLAMYS VARIA* (BIVALVIA)

par

Albert LUCAS* et Meeransa Syed SHAFEE**

* *Laboratoire de Zoologie. Faculté des Sciences. 29283 BREST CEDEX -FRANCE-*

** *Laboratoire de Zoologie. Institut Agronomique et Vétérinaire HASSAN II B.P.6202 RABAT-INSTITUTS -MAROC-*

ABSTRACT : CALCULATION OF NET GROWTH EFFICIENCY APPLIED TO A POPULATION OF *CHLAMYS VARIA* (BIVALVIA). Based on the equations :

A = P + R Assimilation = Production + Respiration (PHILLIPSON, 1981)

P = Pg + Pr + Ps + Pe (LUCAS, 1982)

Production = Tissue growth + reproduction + secretions + eliminated tissues

the net growth efficiency is defined as follows :

$$\frac{Pg}{A} = \frac{Pg}{P+R} = \frac{Pg}{Pg+Pr+Ps+Pe+R}$$

When Pg is negative (starvation, nutritional insufficiency) the calculation of this yield may be performed in two ways, depending on the interpretation given to the factor assimilation (A) :

Ae	=	(Ps+Pr+Pe+R)	+	Pg
Assimilation from external environment		Production (except tissue growth) + Respiration		Negative tissue growth

At	=	Ae	+	Ai	=	Ps+Pr+Pe+R
Total assimilation		Assimilation from external environment (food)		Assimilation from internal environment (reserves)		where Ai = - Pg

Short time-interval (e.g. monthly) negative values of $\frac{Pg}{Ae}$ are non interpretable, since they vary from 0 to $-\infty$. Values for $\frac{Pg}{At}$ are interpretable however since they vary from 0 to -1 and are symmetrical with the positive values. This method of calculation is thus recommanded for the establisment of monthly yields.

Annual yields, on the other hand, which are used for yearly ecological analysis, must be calculated using the formula $\frac{Pg}{Ae}$.

Other types of yields such as the gross growth efficiency ($\frac{Pg}{C}$), the net production efficiency($\frac{P}{A}$) and the gross production efficiency ($\frac{P}{C}$) may only be used for annual budgets, since the use of negative Pg values as positive energy sources is inapplicable. Hence the net growth efficiency $\frac{Pg}{A}$ differs from the other yields in that it may be used on a montly (or shorter period) basis, thus serving as a good index of the physiological condition of the organism.

RESUME : Sur la base des équations : Assimilation = Production + Respiration

A = P + R (PHILLIPSON, 1981)

P = Pg + Pr + Ps + Pe (LUCAS, 1982)

Production = Croissance tissulaire + reproduction + sécrétions + tissus éliminés

le rendement net de croissance se définit comme suit :

$$\frac{Pg}{A} = \frac{Pg}{P + R} = \frac{Pg}{Pg + Pr + Ps + Pe + R}$$

Quand Pg est négatif (amaigrissement, état de jeûne), le calcul de ce rendement peut se faire selon deux méthodes, en fonction de l'interprétation que l'on donne à l'assimilation (A) :

Ae	=	(Ps + Pr + Pe + R)	+	Pg
Assimilation d'origine externe (nourriture)		Production (sauf croissance tissulaire) + Respiration		croissance tissulaire négative

At	=	Ae	+	Ai	=	Ps + Pr + Pe + R
Assimilation totale		Assimilation d'origine externe (nourriture)		Assimilation d'origine interne (réserves)		où Ai = -Pg

Les rapports mensuels (ou de périodicité plus faible) $\frac{Pg}{Ae}$, quand ils sont négatifs, ont des valeurs ininterprétables car variant de 0 à $-\infty$. Mais les rapports $\frac{Pg}{At}$ sont correctement interprétables car ils varient de 0 à -1 et sont symétriques des valeurs positives. Ce dernier mode de calcul est donc recommandé pour établir les rendements mensuels.

Par contre, les rendements annuels, auxquels on donne surtout un intérêt écologique, doivent être calculés selon la formule $\frac{Pg}{Ae}$

Pour les autres rendements tels que le rendement net de production : $\frac{P}{A}$, le rendement brut de croissance : $\frac{Pg}{C}$, le rendement brut de production : $\frac{P}{C}$, l'extension du procédé qui consiste à considérer les Pg négatifs comme sources positives d'énergie, ne donne pas satisfaction. Ces trois indices ne sont en définitive applicables qu'aux bilans annuels. Ainsi, le rendement net de croissance $\frac{Pg}{A}$ se différencie des autres par sa faculté à être utilisé mensuellement et , en conséquence, à être un bon indice de condition physiologique, témoin des variations saisonnières du métabolisme.

INTRODUCTION :

Les rendements nets de croissance, utilisés dans la présente étude, se définissent comme suit :

$$(1)\ \frac{Pg}{A} = \frac{Pg}{P + R} = \frac{Pg}{C - FU}$$

à partir des équations suivantes :

(2) A = P + R = C - FU (PHILLIPSON, 1981)

Assimilation = Production + Respiration = Consommation - Fecès Urine

(3) P = Pg + Pr + Ps + Pe (LUCAS, 1982)

Production = croissance tissulaire + reproduction + secrétion + tissus éliminés.

Dans la pratique, chez les microphages tels que les Bivalves, il est difficile d'évaluer C et FU, aussi seule la formulation P + R sera retenue dans la présente étude.

Les rendements $\frac{Pg}{A}$ peuvent être utilisés à deux fins : soit pour estimer la production d'une population spécifique dans un écosystème, soit pour caractériser les fluctuations saisonnières de l'écophysiologie d'une population spécifique. Dans le premier cas on établit surtout des rendements annuels, dans le second, des rendements mensuels ou de plus courtes durées. Certaines périodes, les rendements peuvent être négatifs par suite d'une décroissance (Pg négatif). Dans ce cas, il y a deux méthodes possibles pour calculer l'assimilation.

Pour illustrer ce fait, nous prendrons un exemple concret déjà publié (SHAFEE et

LUCAS, 1982). Il s'agit d'une population de pétoncles, *Chlamys varia* (L.), étudiée en 1977 et localisée sur le banc de Lanvéoc en Rade de Brest. Les animaux de cette population ont été classés en 5 groupes définis par le nombre d'anneaux d'arrêt de croissance : du groupe 0 (pétoncles sans anneau) au groupe 4 (pétoncles avec 4 anneaux ou plus). Seuls les groupes 0 et 2 seront étudiés ici. Les modes d'évaluation de la respiration (R) de la croissance tissulaire (Pg), des sécrétions, ici limitées à la matière organique de la coquille (Ps), de la reproduction (Pr) sont expliqués dans la publication citée. Il n'y a pas, chez le pétoncle, de tissus éliminés (Pe).

NOTION D'ASSIMILATION D'ORIGINES EXTERNE ET INTERNE.

En bioénergétique, l'assimilation est la quantité d'énergie qu'un organisme reçoit et utilise pendant une période de temps donnée.

1. - Si la source d'énergie est uniquement le milieu extérieur, l'assimilation est d'origine externe : c'est le schéma classique où la nourriture assimilée, venue de l'extérieur assure la production (anabolisme) et la respiration (catabolisme). Dans ce cas les différents éléments de la production (Pg, Ps, Pr, Pe) sont positifs ou éventuellement nuls (Figure 1).

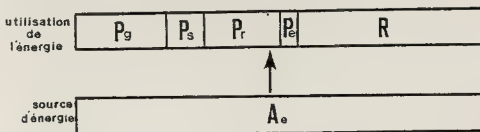


Fig. 1 - Animal se nourissant sur le milieu externe.
Pg : croissance tissulaire. Ps : sécrétion
Pr : reproduction. Pe : tissus éliminés.
R : respiration. Ae : assimilation d'origine externe.

2. - Si l'animal est en jeûne partiel ou total, la nourriture du milieu extérieur n'assure plus la totalité du métabolisme. Dans ce cas une nouvelle source de "nourriture" est nécessaire. Cette source interne, est représentée par les réserves tissulaires qui sont utilisées ; cela se traduit par des valeurs négatives de Pg (décroissance ou amaigrissement). Pg n'est plus un élément d'utilisation de l'énergie, mais une des sources d'énergie (figure 2).

En procédant ainsi, on distingue donc 2 types d'assimilation, l'une à partir du milieu externe (Ae), l'autre à partir du milieu interne (Ai). L'ensemble des deux sera désigné par At (assimilation totale).

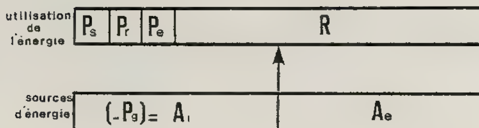


Fig. 2 - Animal en jeûne partiel (dans le jeûne total Ae est nul)
Pg : croissance tissulaire. Ps : sécrétion
Pr : reproduction. Pe : tissus éliminés.
R : respiration. Ai : assimilation d'origine interne.

CALCULS DES RENDEMENTS NETS DE CROISSANCE.

D'après ce que nous venons de voir à propos de l'assimilation, il y a deux façons de calculer les rendements nets, soit en utilisant $\frac{Pg}{Ae}$ soit $\frac{Pg}{At}$.

La première conception est surtout écologique car elle n'envisage que le transfert d'énergie du milieu externe vers une population. La seconde est essentiellement physiologique, car elle tient compte des deux sources d'énergie possibles pour le métabolisme des organismes d'une population.

Dans le cas des bilans mensuels établis sur la population de *Chlamys varia* de Lanvéoc, nous allons appliquer les deux modes de calcul.

Lorsque Pg est positif ou nul, Ai est nul et donc At = Ae. La méthode de calcul ne diffère donc que lorsque Pg est négatif. Dans ce cas (Figure 2) on peut écrire :

$At = Ae + Ai = Ps + Pr + Pe + R$

$Ae = At - Ai = (Ps + Pr + Pe + R) - (-Pg)$

Les valeurs obtenues pour les groupes 0 et 2 de la population considérée figurent dans les tableaux 1 et 2. On constate, lorsque Pg est négatif, que les valeurs du rendement $\frac{Pg}{Ae}$ prennent des proportions considérables. En fait, si le jeûne est total, Ae devient nul et donc on a le rapport $\frac{Pg}{Ae} = \frac{-x}{0}$ soit $-\infty$. Par contre, les valeurs positives de ce rapport varient seulement de 0 à moins de 1. Cette simple constatation montre que les valeurs de $\frac{Pg}{Ae}$ ne sont pas interprétables.

Les valeurs du rapport $\frac{Pg}{At}$ varient de 0 à moins de 1 pour les valeurs positives et de 0 à - 1 pour les valeurs négatives. En effet, pour le jeûne complet Ae = 0 donc At = Ai, or Ai = - Pg d'où $\frac{Pg}{At} = \frac{Pg}{-Pg} = -1$.

Par ce mode de calcul, l'indice ne change pas d'échelle quand il change de signe, il est interprétable. En effet une valeur positive indique la proportion d'énergie assimilée utilisée à la croissance tissulaire ; une valeur négative indique la proportion d'énergie assimilée qui provient de la décroissance (ou amaigrissement). Dans ce cas si cette proportion est -1, cela signifie que toute l'énergie assimilée provient de la décroissance : c'est le jeûne total. Que le rapport soit positif ou négatif, il représente donc toujours un "rendement net de croissance". Cependant il ne peut s'agir que d'une croissance tissulaire, qui,

mesurée pondéralement et traduite en unités énergétiques peut donc être positive ou négative. Aussi, pour éviter toute ambiguité, peut-on désigner ce rapport $\frac{Pg}{At}$ comme le "rendement net de croissance tissulaire".

On constate, sur les tableaux 1 et 2, que seul le rapport $\frac{Pg}{Ae}$ a été calculé au niveau de l'année. En effet, quand la période prise en considération est l'année, c'est la croissance résultante de l'année qui est à prendre en compte, comme l'indiquerait la différence entre une mesure en début d'année et une mesure en fin d'année. On ne peut donc totaliser en supplément, comme source d'énergie, les amaigrissements décelés grâce à des observations mensuelles.

Périodes	Pg	Ps	Pr	R	Ae	$Pg/_{Ae}$	A_t	Pg/A_t
Janvier	1038	67	0	1128	2233	0,464	2233	0,464
Février	- 309	29	0	648	368	- 0,840	677	- 0,456
Mars	- 494	4	0	627	137	- 4,605	631	- 0,783
Avril	13	13	0	146	172	0,076	172	0,076
Mai	416	38	0	443	897	0,463	897	0,463
Juin	141	125	0	740	1006	0,140	1006	0,140
Juillet	1313	80	0	982	2375	0,553	2375	0,553
Août	1083	121	0	1012	2216	0,489	2216	0,489
Septembre	212	205	493	2006	2916	0,073	2916	0,073
Octobre	1937	548	0	1743	4228	0,458	4228	0,458
Novembre	0	301	0	310	611	0	611	0
Décembre	128	59	0	740	927	0,138	927	0,138
ANNEE	5478	1590	493	10525	18086	0,302		

TABLEAU 1. Groupe 0 de la population de *Chlamys varia* en rade de Brest pendant l'année 1977. Valeurs énergétiques, exprimées en joules, de la croissance tissulaire (Pg), des sécrétions produites (Ps) de l'effort de reproduction (Pr), de la respiration (R) ainsi que de Ae et At (voir texte). Valeurs calculées des rendements nets de croissance $\frac{Pg}{Ae}$ et $\frac{Pg}{At}$ (voir texte).

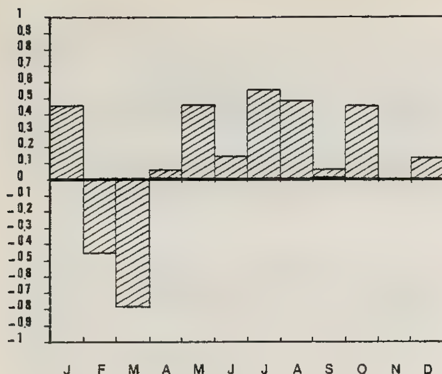


Figure 3 – Groupe 0 de la population de *Chlamys varia* en rade de Brest pendant l'année 1977. Histogrammes des valeurs mensuelles du rendement net de croissance tissulaire $\frac{Pg}{At}$

Périodes	Pg	Ps	Pr	R	Ae	$Pg/_{A_e}$	At	$Pg/_{A_t}$
Janvier	- 33	13		1740	1720	- 0,019	1753	- 0,019
Février	- 502	13		1532	1043	- 0,481	1545	- 0,325
Mars	- 136			1129	993	- 0,137	1129	- 0,120
Avril	232	117		2610	2959	0,078	2959	0,078
Mai	6080	309		7563	13952	0,435	13952	0,435
Juin	1440	146	918	8575	11079	0,130	11079	0,130
Juillet	539	121		7044	7704	0,069	7704	0,069
Août	-1116	46		7491	6421	- 0,174	7704	- 0,148
Septembre	164	75	1208	7210	8657	0,019	8657	0,019
Octobre	680	180		5128	5988	0,113	5988	0,113
Novembre	-1901	75		7456	5630	- 0,337	7531	- 0,252
Décembre	-1772	25		2165	418	- 4,24	2190	- 0,810
ANNEE	3675	1120	2126	59643	66564	0,056		

TABLEAU 2. Groupe 2 de la population de *Chlamys varia* en rade de Brest pendant l'année 1977. Pour la légende, voir tableau 1.

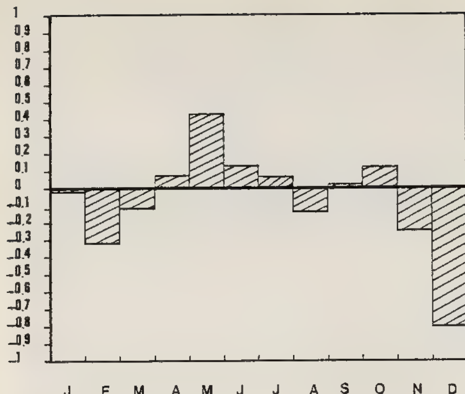


Figure 4 - Groupe 2 de la population pendant l'année 1977. Histogrammes des valeurs mensuelles du rendement net de croissance tissulaire $\frac{Pg}{At}$

GENERALISATION.

Cette conception concernant l'assimilation peut-elle être étendue aux rendements nets de production, autrement dit peut-on calculer $\frac{P}{A}$ en utilisant soit Ae soit At ? La réponse n'est pas simple, car si l'on opte pour At, il faut poursuivre le raisonnement pour le calcul de P. Dans ce cas Pg est considéré comme source d'énergie (et non comme "production") et l'on doit donc établir les calculs avec P' = Ps + Pr + Pe sans faire intervenir Pg. On constate que P' est toujours positif.

Par contre si on utilise Ae, les valeurs négatives peuvent devenir très élevées pour l'indice $\frac{P}{A}$, comme cela apparait dans les tableaux et graphiques fournis pour *Chlamys varia* par SHAFEE et LUCAS (1982). En définitive, l'usage du rendement net de production $\frac{P}{A}$ apparait comme peu satisfaisant pour des bilans mensuels ou de périodicité plus faible.

Quant aux rendements bruts, où C remplace A au dénominateur, il est peu utilisé pour les microphages. Cependant on pourrait généraliser le concept développé pour A en considérant une consommation à partir du milieu extérieur (Ce) et une consommation totale (Ct) à la fois d'origine externe (Ce) et interne (Ci) ; les formules suivantes seraient utilisées

Ci = Ai = -Pg et Ce = Ae + FU

Cependant, le fait de ne pas établir de différence entre une assimilation interne (Ai) à une consommation interne (Ci) n'est pas satisfaisante. Aussi cette généralisation, facile pour $\frac{Pg}{C}$, plus complexe pour $\frac{P}{C}$ apparaît peu justifiable.

CONCLUSION

L'objet de cette étude était seulement de préciser une méthode de calcul, mais

l'analyse qu'il a fallu faire pour résoudre le problème nous a conduit à un approfondissement de la notion de "rendements" en bioénergétique. On retiendra en particulier :

- Que les rendements de croissance et de production nets et bruts, peuvent être utilisés pour des bilans annuels (qui occultent toutes les variations saisonnières). Leurs variations d'une année à une autre, d'une population à une autre, d'une espèce à une autre etc... sont très utiles en écologie, car elles indiquent l'intensité du flux énergétique du milieu vers les organismes considérés.

- Que seul le rendement net de croissance $\frac{Pg}{A}$ peut être utilisé quand on fait des bilans mensuels (ou de plus faible périodicité), c'est-à-dire quand les variations saisonnières sont analysées. Ce nouveau rôle de l'indice oblige à considérer l'échange énergétique d'un point de vue physiologique. Grâce au concept d'assimilation totale, appliquée au rendement $\frac{Pg}{A}$, celui-ci prend des valeurs significatives, qui se justifient pleinement, même lorsque Pg est négatif.

Ainsi calculé, il peut être considéré comme un excellent indice de condition, aussi son emploi est-il fortement recommandé.

Par contre les rendements bruts de croissance et de production ($\frac{Pg}{C}$, $\frac{P}{C}$) et le rendement net de production ($\frac{P}{A}$) ne peuvent pas être utilisés pour des bilans mensuels (ou de périodicité plus faible) dans la mesure où leur calcul pose problème lorsque Pg est négatif.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

LUCAS, A., 1982 - Remarques sur les rendements de production chez les Bivalves marins. *Haliotis*. *12* : 47-60.

PHILLIPSON, J., 1981 - Bioernergetics option and phylogeny. In "Physiological ecology. An evolutionary approach to resource use ". Towsend C. and Calow P. ed. Blackwell Scientific publ. Oxford-London ; 20-45.

SHAFEE, M.S. et LUCAS, A., 1982 - Variations saisonnières du bilan énergétique chez les individus d'une population de *Chlamys varia* (L.) : Bivalvia, Pectinidae. *Oceanologica acta 5* (3) : 331-338.

THEME III

ANATOMIE - ULTRASTRUCTURE

Haliotis, 13, 1983
p. 69 à 82

ETUDES PRELIMINAIRES SUR UN MYTILIDAE DES SOURCES HYDROTHERMALES DU PACIFIQUE

par

Marcel LE PENNEC, Albert LUCAS* et Henri PETIT**

* Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences
Université de Bretagne Occidentale, 29283 BREST CEDEX

**Baylor College of Dentistry, Dallas, TEXAS 75246 - U.S.A. -

ABSTRACT : PRELIMINARIES STUDIES OF A DEEP-SEA MYTILIDAE FROM HYDROTHERMAL EAST PACIFIC VENTS.

A biological community has been discovered near hydrothermal vents during the french cruise "Biocyatherm" organized by the CNEXO from January to March 1982, at the East Pacific Rise (11 - 13°N). Samples of a big Mytilidae have been collected at 2 620 m depth by the manned submersible Cyana. These animals represent a new genus within the mussel family Mytilidae. They look like the unclassified mytilid coming from the Galapagos Rise and which must be described by an american team.

Anatomical, histological and biometrical studies undertaken on the mantle, the periostracum, the gills and the gonad show some particularities of this deep-sea bivalve.

The observation of the gills, under the SEM, reveals the presence of many surnumerous filaments all around the epithelia cells and near the cilia edge. The former filaments could be bacteria and the later actinomycetes. In that case, this means that the Mytilidae could get a part of their energy by a symbiotic relationships with the bacteria and the actinomycetes. On the other hand, the big quantity of mucocytes along the food groove of the gills and the important development of the labial palpes suggest that they are in relation with a ciliary current driving nutritive particles to the mouth. The hydrothermal bacteria which are very numerous near the vents provide a major nutritional source for these bivalves.

An histological study of the gonad ♂ and ♀ shows that the gametogenesis cycle is continue all over the year. So, a permanent spawning giving planktotrophic larval stage with longrange dispersal capabilities allows the maintenance of this species in a singular isolated biotope with particular physicochemical characteristics.

RESUME :

Une biocénose hydrothermale a été découverte lors de l'expédition "Biocyatherm" organisée par le CNEXO de janvier à mars 1982, dans le Pacifique Oriental (11 - 13°N). Des exemplaires de Mytilidae de grande taille y ont été prélevés par 2 620 m de profondeur.

L'espèce n'est pas encore dénommée, mais ressemble au Mytilidae du site hydrothermal des Galapagos, actuellement en cours de description par une équipe américaine.

Des études anatomiques, histologiques et biométriques ont permis de mettre en évidence les particularités de ce bivalve profond, notamment en ce qui concerne le manteau et l'appareil périostracal, les branchies et la gonade.

L'examen de la branchie, au microscope électronique à balayage, montre la présence de longs filaments implantés aux limites intercellulaires de l'épithélium branchial. Ces filaments pourraient être des bactéries. D'autres filaments de plus faibles dimensions, situés sur les bords des filaments branchiaux, pourraient être des actinomycètes. Dans ce cas, ces Mytilidae se procureraient une partie de leur énergie grâce à une symbiose nutritive avec les bactéries et les actinomycètes. D'autre part, l'abondance des mucocytes le long de la gouttière marginale des lamelles branchiales et le développement important des palpes labiaux laissent penser que des courants ciliaires apportent des particules nutritives de diverses natures au niveau de la cavité buccale. Les bactéries hydrothermales qui sont à des concentrations très élevées à proximité des évents constituent une source nutritionnelle importante pour ces Bivalves.

Une étude histologique de la gonade révèle que les processus de la gamétogenèse semblent se dérouler de manière continue chez les ♂ et chez les ♀. Ainsi, une reproduction quasi permanente, aboutissant à la formation de larves planctotrophiques à grande capacité de dis-

persion, permettrait d'assurer la survie de l'espèce dans un biotope aux caractéristiques physico-chimiques particulières.

KEY-WORDS : Hydrothermal vents. Deep-sea Mytilidae. Morphology. Anatomy. Gill. Gonad.

MOTS-CLES : Sources hydrothermales. Mytilidae profond. Morphologie. Anatomie. Branchie. Gonade.

INTRODUCTION :

En 1976, des scientifiques américains découvrirent une population de bivalves géants près des îles Galapagos à 2 500 m de profondeur. Au cours des années qui suivirent, d'autres communautés animales furent repérées dans le Pacifique Oriental, le long d'une dorsale qui s'étend depuis le 19°S (proximité des îles de Pâques) jusqu'au 45°N (ride Juan de Fuca au large des côtes de l'Orégon, U.S.A.) (Planche 1-1).

La présence de ces animaux est liée à une activité hydrothermale centrée sur l'axe de cette dorsale océanique (Corliss & Ballard, 1977 ; Lonsdale, 1977 ; Francheteau, 1982 ; Laubier, 1982). Des fluides constitués d'eau de mer chargée en divers métaux : fer, zinc, cuivre, plomb..., s'échappent du basalte océanique par des fissures ou des cheminées (fumeurs noirs et fumeurs blancs) à des températures comprises entre 20 et 380°C (Planche 1-2). L'eau de fond océanique étant à 2°C, la faune liée à l'hydrothermalisme est distribuée en auréoles concentriques autour des émissions selon un préférendum thermo-chimique plus ou moins strict (Desbruyères et al., 1982). L'ensemble de la communauté meure lorsque l'émission hydrothermale cesse.

Durant la campagne "Biocyatherm" organisée par le CNEXO en mars 1982 sur la ride du Pacifique Oriental entre le 11 et le 13°N, le submersible "Cyana" a prélevé, par 2 620 m, des organismes appartenant à la biocénose hydrothermale (Desbruyères et al., 1982). C'est le cas en particulier d'une espèce de Mytilidae fixée dans des fissures où le fluide thermal diffuse lentement à des températures de 3 à 6°C, sur des blocs ou sur des tubes de Pogonophores où l'eau ne dépasse pas 10°C (Planche 1-3). Ces bivalves sont toujours à proximité des émissions, dans un rayon ne dépassant pas une dizaine de mètres.

Cette espèce nouvelle de Mytilidae semble identique à celle récoltée par des scientifiques américains sur la ride des Galapagos et qui est en cours de description par V.C. Kenk à l'Université de San José Californie. Ce bivalve appartiendrait au genre *Bathymodiolus*.

Les exemplaires prélevés par la "Cyana" ont été confiés au Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Brest. Les études qui sont entreprises se font en collaboration avec plusieurs équipes de recherche appartenant notamment au CNEXO et à l'Université. Les premiers résultats obtenus traduisent chez ce bivalve profond de nombreuses particularités.

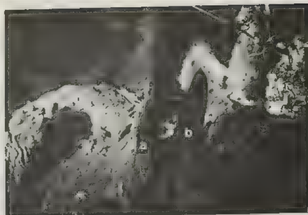
LEGENDE DE LA PLANCHE 1 :

*Fig. 1 - La Ride du Pacifique Oriental et les lieux de prélèvement des Mytilidae.***.*
Fig. 2 - Les émissions de fluides hydrothermaux. a : "fumeur noir" en activité, b : "fumeur" éteint. Photo CNEXO.
Fig. 3 - Bancs de Mytilidae dans une fissure du basalte. Photo R. Hessler in "The Science Teacher".
Fig. 4 - Exemplaire de Mytilidae venant du site 13°N.

Planche 1

CANADA
USA
Oregon
Ride de Juan de Fuca
MEXIQUE
OCEAN ATLANTIQUE
OCEAN PACIFIQUE
Ride du Pacifique oriental
Ride des Galapagos
Iles Galapagos
Iles de Pâques
COLOMBIE
EQUATEUR
PEROU
BRESIL

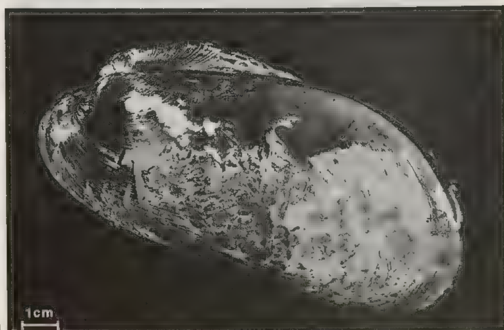
1



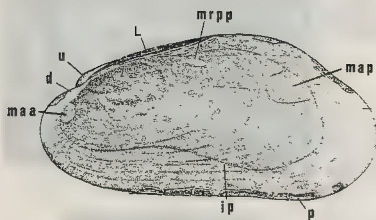
2

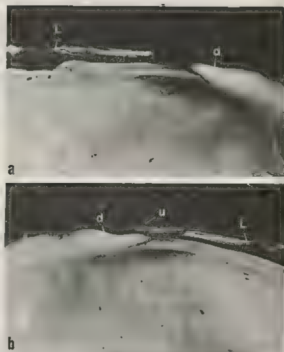


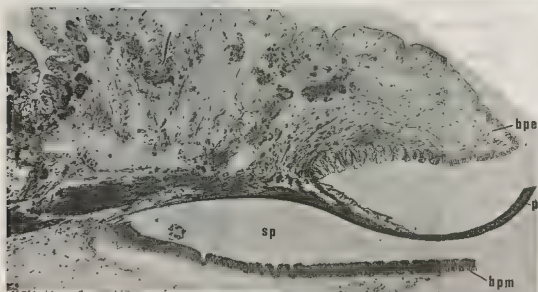
3

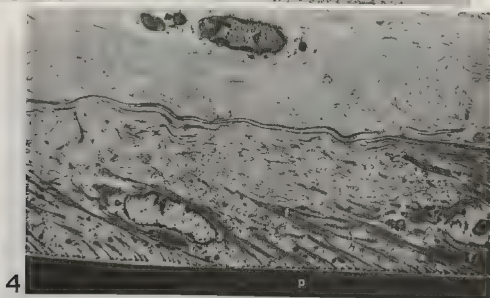


4


mrpp
L
u
d
maa
map
ip
p
1


L
d
a
d
u
L
2
b


bpe
p
sp
bpm
3


p
4

DESCRIPTION DU BIVALVE

- La coquille :

La coquille adulte est équivalve et inéquilatérale. Le bord antérieur peu développé est arrondi régulièrement tandis que le bord postérieur s'étale largement, le bord dorsal est rectiligne et le bord ventral est légèrement concave (Planche 1-4 ; Planche 2-1).

La plus grande longueur relevée dans nos échantillons est de 150 mm, mais des exemplaires atteignant 180 mm ont été récoltés sur la ride des Galapagos (Lutz et Hessler, 1983).

La forme de la coquille peut varier assez considérablement d'un individu à l'autre. Ainsi, sur 11 exemplaires mesurés, le rapport L/H (où H représente la distance dorso-ventrale maximale) varie de 48 % à 59 %. Par exemple, une moule de 109 mm de long a 64 mm de haut, tandis qu'une autre de 129 mm n'a que 62 mm de haut. Le coefficient de corrélation entre ces deux grandeurs est $r = 0,82$.

Le poids du test d'un exemplaire à l'autre est encore plus variable, même pour des moules de tailles voisines. Cela se traduit par un coefficient de corrélation extrêmement faible de $r = 0,31$.

La coquille est blanche, parsemée de nombreuses stries de croissance plus ou moins prononcées. Le périostracum qui la recrouvre est épais et coloré d'un brun ferrugineux.

Les umbos situés antérieurement sont prosogyres.

La charnière comprend un ligament externe, opisthodète et parivinculaire, sans lames pliables postérieures. Il prend appui dans des nymphes ligamentaires profondément échancrées dans le bord dorsal des valves. Il existe une dent cardinale sur chaque valve, située immédiatement sous l'umbo. En forme de pointe plus ou moins émoussée selon les individus, les dents s'accroissent dans une direction parallèle au plateau cardinal, vers la région postérieure. Elles ne s'engrènent pas d'une valve à l'autre (Planche 2-2).

- Le périostracum :

Il est secrété par un appareil périostracal complexe et original. En effet, si la sécrétion de la pellicule initiale est quelque peu similaire à celle des bivalves en général, dans le cas de ce Mytilidae, des apports complémentaires enrichissent ensuite considérablement la face externe du périostracum en formation. Ils sont en provenance d'un appareil glandulaire superposé, très particulier, qui dérive de plis compressés de la lame épithéliale externe distale de l'appareil périostracal.

Au total, le périostracum lui-même semble être composé de deux séries de multicouches.

L'étude au microscope électronique à transmission confirme les différences structurales observées. La couche externe du périostracum n'est pas minéralisée, elle est "grossie"

LEGENDE DE LA PLANCHE 2 :

Fig. 1 - Vue interne d'une valve droite. d : dent ; ip : insertion palléale ; L : ligament ; m a a : insertion du muscle adducteur antérieur ; m a p : insertion du muscle adducteur postérieur ; m r p p : insertion du muscle rétracteur postérieur du pied ; p : périostracum.

Fig. 2 - Charnière. a : valve gauche ; b : valve droite ; d : dent ; L : ligament ; u : umbo.

Fig. 3 - Coupe semi-fine au niveau des bourrelets palléaux. b p e : bourrelet palléal externe ; b p m : bourrelet palléal médian ; p : périostracum ; s p : sillon periostracal.

Fig. 4 - Partie distale du sillon formateur périostracal (avant la glande distale) au microscope électronique à trasmission. Les cellules épithiales bordant le sillon sont engagées dans un processus sécrétoire de fibres. Chaque pinceau de fibres s'oriente et, par une extremité, entre en contact avec le périostracum en formation au niveau d'une microvillosité.

de fibres très denses qui sont secrétées dans les cellules épithéliales externes courtes de la première moitié du sillon périostracal et qui entrent en contact physique avec la pellicule périostracale à l'extrémité de microvillosités (Planche 2-3, 4).

L'adhésion résultante, et la traction due à la sécrétion continue de la pellicule périostracale, sont sans doute responsables de ces images où les pinceaux de fibres parallèles forment un angle presque spécifique avec le périostracum.

Notre hypothèse est que la vitesse de sécrétion de la pellicule est le facteur déterminant de l'angle fibres / périostracum.

- Le manteau :

Le manteau est bordé de trois puissants bourrelets et de muscles palléaux épais (Planche 3) dont l'empreinte est visible sur la coquille.

La cavité palléale est fermée, à l'exception d'une fente assez longue au niveau du pied et du byssus et à l'extrémité postérieure au niveau de la boutonnière.

Le manteau aux lobes en grande partie soudés est une caractéristique des Mytilidae.

Sur les 11 échantillons que nous avons examinés, tous en état de maturité sexuelle, il n'a pas été trouvé d'éléments sexuels dans les lobes du manteau, contrairement à ce qui se passe chez d'autres Mytilidae.

- Les branchies :

Il existe de chaque côté du corps une branchie formée de 2 lames, l'une externe, l'autre interne (Planche 4-1 ; Planche 5-1). Elles comprennent chacune un feuillet réfléchi relié à la masse viscérale par des ponts membraneux et un feuillet interne directement soudé à la masse viscérale par toute sa base membraneuse ou axe branchial. C'est dans cet axe branchial que se trouvent les vaisseaux sanguins afférent et efférent et les muscles assurant les mouvements branchiaux.

Les feuillets des 2 lames sont d'égale dimension et les filaments, tous semblables les uns aux autres, sont disposés en séries uniformes. Il s'agit donc de branchies homorhabdiques. Tous les filaments branchiaux sont unis entre eux par des disques de cils raides qui s'imbriquent (Planche 4-2). En outre, les filaments branchiaux sont unis deux à deux par leurs bords latéraux.

La ciliature est composée de cils latéraux implantés sur les bords externes et internes des filaments et de cils frontaux (Planche 4-3).

Les cellules épithéliales des filaments branchiaux ont un pôle apical de forme hexagonale (Planche 4-3). Leur dimension est de 20 µm environ. Sur le bord marginal des lames existe une gouttière qui parcourt toute la longueur des branchies. L'épithélium qui la borde renferme des cellules qui secrètent du mucus en abondance (Planche 4-4). Une observation au microscope électronique à balayage permet de découvrir à la périphérie de chaque cellule des rangées de longs filaments. Il semble qu'il s'agit de bactéries de type filamenteux comme celles qui ont été mises en évidence chez l'Annélide Polychète *Alvinella pompejana* des sources hydrothermales (Desbruyères et al., 1983). Ces filaments mesurent de 8 à 10 µm (Planche 4-5). Ils présentent sur leur trajet des protubérances arrondies (Planche 4-6). Ils font l'objet d'une étude au microscope électronique à transmission (Le Pennec et Hily, en préparation). D'autres filaments pourraient être des actinomycètes. Ils sont différents de ceux que l'on trouve à la périphérie des cellules, à la fois par leur dimension très faible, in-

Planche 3

Région antérieure

Périostracum

Manteau

Lame branchiale externe

Lame branchiale interne

Muscles palléaux

Anus

Siphon exhalant

Muscle adducteur antérieur

Palpes labiaux externes internes

Pied

Sillon byssal

Expansions byssales

Filaments byssaux

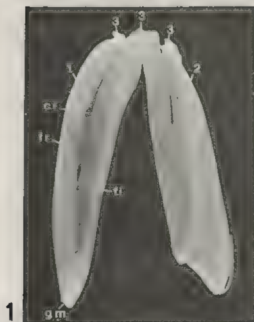
Bourrelet palléal externe

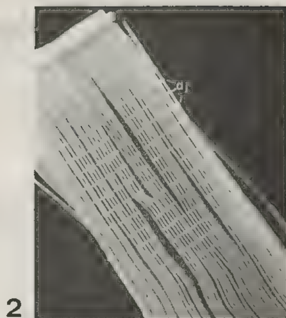
Bourrelet palléal médian

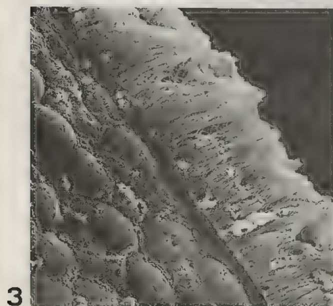
Bourrelet palléal interne

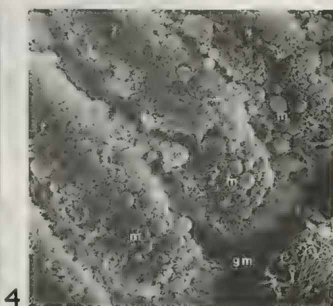
Muscle adducteur postérieur

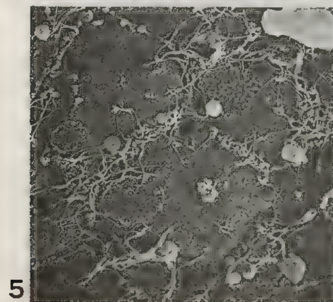
Région postérieure

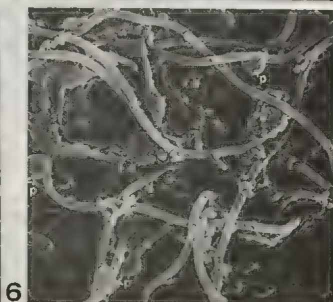

3
3
3
1
2
tr
gm
1


2


3


m
m
gm
4


5


p
p
6

férieure à 1 µm, leur forme, ils sont généralement enroulés sur eux-mêmes à leur extrémité, et leur situation, ils sont surtout présents près des disques de jonction et le long de la ciliature latérale.

Les branchies sont très épaisses sur toute leur longueur et présentent un volume assez considérable. Cette épaisseur des branchies est due au fait qu'il existe une substance spongieuse entre les filaments, qui accumule un peu plus d'eau que le reste des tissus comme le montrent les valeurs du rapport branchies / tissus qui sont, en poids alccolique de 29,7 %, et en poids sec de 23,5 % pour des individus en phase de reproduction. Il n'en reste pas moins que le rapport pondéral branchies / tissus est élevé. A titre de comparaison, ce rapport est de 6,5 % en poids alcoolique et de 5,2 % en poids sec chez *Mytilus edulis* en phase de reproduction, c'est-à-dire 4 à 5 fois moins que chez ce Mytilidae profond.

- L'appareil musculaire :

Les muscles adducteurs des valves sont d'inégales dimensions (Planche 5-3, 4). Le muscle adducteur antérieur est cylindrique tandis que le muscle adducteur postérieur est en forme de fuseau.

Les muscles rétracteurs du pied sont également inégaux, le rétracteur antérieur étant plus allongé que le rétracteur postérieur (Planche 5-3, 4).

Les muscles palléaux occupent tout le bord libre du manteau et remontent sur le bord dorsal jusqu'à l'isthme palléal (Planche 5-2, 3, 4).

- Les autres organes :

Les quatre palpes labiaux sont développés. Les deux palpes internes, de forme triangulaire, sont soudés dorsalement à la masse viscérale par une large base. Les deux palpes externes sont également triangulaires, mais de dimensions plus réduites (Planche 5-1).

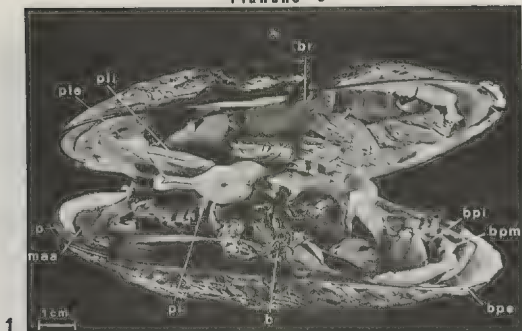
LEGENDE DE LA PLANCHE 4

Fig. 1 - Vue macroscopique d'une branchie sectionnée transversalement.
1 : lame interne ; fr : feuillet réfléchi ; fi : feuillet interne ; ci : cavité interfoliaire ; gm : gouttière marginale ; 2 : lame externe ; 3, 3' : surfaces d'adhésion de la branchie à la masse viscérale.
Fig. 2 - Vue latérale montrant la disposition des filaments et leurs disques de jonction (dj).
Fig. 3 - Epithélium d'un filament branchial et la bordure de cils latéraux.
Fig. 4 - Gouttière marginale (gm) des filaments (f) et nombreuses balles de mucus (m).
Fig. 5 - Filaments à l'aspect de bactéries disposés à la périphérie des cellules épithéliales branchiales.
Fig. 6 - Filaments à l'aspect de bactéries vus à un plus fort grossissement. Ils possèdent des protubérances arrondies (p).

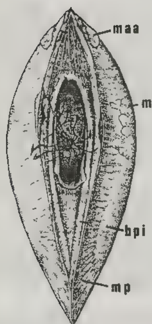
LEGENDE DE LA PLANCHE 5

Fig. 1 - Vue interne d'un exemplaire adulte.
Fig. 2, 3, 4 - Animal sorti de sa coquille.
a : vue ventrale montrant l'orifice ventral restreint
b : vue latérale - c : vue dorsale
abréviation (Fig. 1, 2, 3, 4) : b : byssus, br : branchie, bpe : bourrelet palléal externe, bpi : bourrelet palléal interne, bpm : bourrelet palléal médian, ip : isthme palléal, m : manteau, maa : muscle adducteur antérieur, map : muscle adducteur postérieur, mp : muscles palléaux, mrap : muscle rétracteur antérieur du pied, mrpp : muscle rétracteur postérieur du pied, p : périostracum, ple : palpe labial externe, pli : palpe labial interne, pi : pied, se : siphon exhalant.
Fig. 5 - Pied et appareil byssogène.

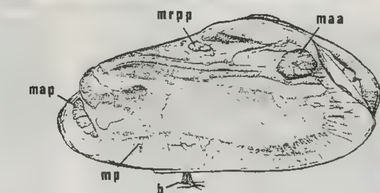
Planche 5



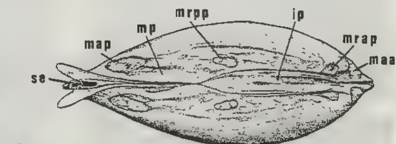
1



2 a



3 b

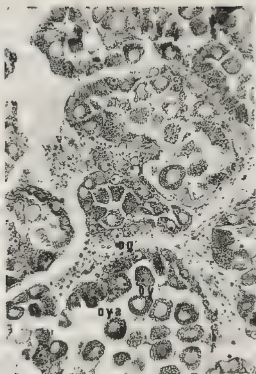


4 c



5

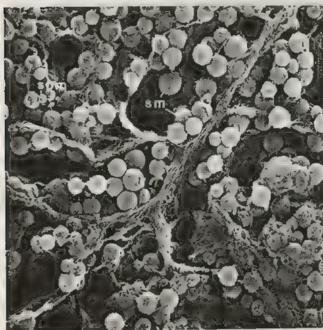
Planche 6



1



2



3



4

Fig. 1 - Gonade ♀ montrant les éléments de la gamétogénèse aux divers stades d'évolution.
o g : ovogonies - o y : ovocytes - o y a : ovocytes en atrésie.

Fig. 2 - Gonade ♂. s m : spermatocytes - s z : spermatozoïdes.

Fig. 3 - Intérieur d'acini ♂ vu au microscope électronique à balayge.
s p m : spermatogonies - s m : spermatocytes.

Fig. 4 - Spermatozoïdes vus au microscope électronique à balayage.

Le pied est puissant, marqué par un profond sillon byssogène. De la glande byssale, très développée, s'échappent des filaments noirâtres, robustes, terminés par des expansions foliacées adhésives allongées dont les tailles sont fréquemment de 20 mm de long et 5 mm de large (Planche 4-2, 5).

- La gonade :

Les sexes sont séparés.

Chez cette espèce gonochorique, la gonade se localise dans la partie dorso-latérale de la masse viscérale.

Tous les exemplaires examinés étaient matures.

Dans les deux sexes, la gonade se présente sous forme de glandes acineuses, plus ou moins ramifiées et dont les prolongements s'insinuent entre les diverticules digestifs, à la base des palpes labiaux, du pied et de la glande byssale.

Dans les deux sexes, tous les stades de la gamétogénèse ont été observés dans une même glande, ce qui laisse présumer que la reproduction est continue.

Chez la femelle, la taille des ovocytes matures observés est de 30 µm environ.

Chez le mâle, les spermatozoïdes sont cylindriques. L'extrémité antérieure de la tête est tronconique. La tête mesure environ 3,5 µm de long et son épaisseur est d'environ 1,2 µm. Le flagelle a une longueur de 12 à 15 µm.

CONCLUSION - DISCUSSION :

Les émanations de fluides à l'axe de la dorsale du Pacifique Oriental sont caractérisées par la présence de communautés animales exubérantes composées d'animaux souvent de grande taille. Ceci contraste singulièrement avec la faible biomasse des peuplements habituels des fonds basaltiques environnants. Cette seule observation soulève la question de l'origine de l'énergie nutritive indispensable au maintien de cette biomasse élevée dont les taux de croissance sont très forts (Turekian et al., 1979 ; Turekian et Cochran, 1981 ; Rhoads et al., 1981).

Le biotope dans lequel vivent ces animaux est caractérisé par une absence de phytoplancton et a priori par une pauvreté en particules nutritives de toute nature en provenance des couches océaniques superficielles.

L'environnement chimique de cette biocénose est très particulier. Dès leur sortie du basalte, les métaux,en solution dans le fluide,précipitent sous forme de particules. L'eau de mer environnant ces communautés animales est donc extrêmement chargée en composés sulfurés et surtout en H_2S, présent à de forte concentration, jusqu'à 350 µM (Lutz et Hessler, 1983). Des analyses effectuées sur des prélèvements d'eau hydrothermale de température moyenne (20 à 30°C) ont révélé des concentrations en bactéries variant de 10^5 à 10^9 cellules par millilitre alors que les concentrations habituellement rencontrées ne dépassent guère 10^2 à 10^3 cellules par millilitre (Rau et Hedges, 1979). D'où l'hypothèse faisant intervenir la chémosynthèse bactérienne, les bactéries oxydant les sulfures, principalement H_2S, et utilisant l'énergie ainsi libérée pour la réduction du carbone inorganique présent dans le milieu en carbone organique. La chémosynthèse bactérienne constituerait alors une source primaire de matière organique.

Les études entreprises sur certains représentants des communautés hydrothermales ont montré que le Pogonophore Vestimentifère : *Riftia pachyptila* et le Bivalve Vesicomyidae : *Calyptogena magnifica* ne résistent à cet environnement que grâce à une symbiose nutritive avec des Bactéries chemosynthétiques (Felbeck, 1981 ; Lutz et Hessler, 1983). La même constatation a été faite pour l'Annélide Polychète : *Alvinella pompejana* (Desbruyères et al., 1983).

Il n'est pas exclu que le Mytilidae que nous avons étudié ait le même mode de vie que ces autres animaux et que ceci se traduise essentiellement par la transformation structurale et fonctionnelle de la branchie dans une cavité palléale relativement close.

S'il se révèle à l'histologie ultrastructurale que les filaments entourant les cellules épithéliales branchiales sont réellement des bactéries et que les filaments de moindre dimension sont des actinomycètes, ces structures, développées à l'intérieur et à la surface du tissu branchial, permettraient un apport nutritif d'origine symbiotique. En outre, un courant d'eau vraisemblablement faible, en raison de la pauvreté en cils branchiaux, serait néanmoins capable d'assurer, via les palpes labiaux, un complément de nourriture d'origine externe. Dans cette source nutritionnelle, les bactéries, si abondantes dans cet environnement, pourraient intervenir dans une proportion non négligeable. Les premières observations de coupes histologiques du tractus digestif de ce Mytilidae confirment la présence de bactéries, mais aussi de diverses espèces de diatomées, dans la lumière du conduit (Le Pennec et Prieur, en préparation).

Enfin, la colonisation des sites hydrothermaux par les Bivalves pose de nombreuses interrogations. Les premiers renseignements ont été fournis lors de l'examen de jeunes exemplaires du Mytilidae des Galapagos qui mesuraient de 500 µm à 8,7 mm (Lutz et al., 1980). La prodissoconque I ne mesure que 95 µm, ce qui la range dans la catégorie des larves planctotrophiques à développement long. La longueur de la prodissoconque II à la métamorphose, soit 400 µm, indique un développement de la véligère exceptionnellement long si on tient compte d'autre part que l'eau océanique de fond est à 2°C. Dans ces conditions, ces Mytilidae ont une capacité de dispersion extrêmement élevée. Les courants de fond qui passent à proximité de ces évents hydrothermaux doivent véhiculer et disperser des larves sur des centaines, voire des milliers de kilomètres. Pour ces Mytilidae étroitement inféodés à un biotope aussi limité que les zones hydrothermales, un tel mode de propagation est important pour assurer la pérénnité de l'espèce.

Les premières observations de la gonade montrent aussi que le cycle sexuel se déroule sans phase de repos. La libération des gamètes se produit vraisemblablement toute l'année, sauf en cas de modifications de l'environnement physico-chimique par les évents, multipliant ainsi les chances de survie de l'espèce.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

CORLISS J.B. & BALLARD D., 1977 - Oases of life in the cold abyss.
Natn. Geogr. Mag., 152 : 441-453.

DESBRUYERES D., GRASSOUS P., GRASSLE J., KHRIPOUNOFF A., REYSS D., RIO M. & VAN PRAET M., 1982 - Données écologiques sur un nouveau site d'hydrothermalisme actif de la ride du Pacifique Oriental.
Biologie Marine. Contribution n° 774 *du C.O.B.*, 5 p., 1 pl.

DESBRUYERES D., GAILL F., LAUBIER L., PRIEUR D. & RAU G., 1983 - Unusual nutrition of the "Pompei worm" (*Alvinella pompejana* Polychaetous Annelid) from a hydrothermal vent environment : SEM, TEM, ^{13}C and ^{15}N evidence.
Marine Biology, 75 : 201-205.

FELBECK H., 1981 - Chemoautotrophic potential of the hydrothermal vent tube worm, *Riftia pachyptila* Jones (Vestimentifera).
Science, Vol. 213 : 336-338.

FRANCHETEAU J., 1982 - Naissance des Océans.
Revue du Palais de la Découverte, Vol. 10, n° 97 : 16-22.

LAUBIER L., 1982 - Les communautés animales associées à l'hydrothermalisme sous-marin.
Revue du Palais de la Découverte, Vol. 10, n° 97 : 22-40.

LONSDALE P., 1977 - Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers.
Deep-Sea Res., 24 : 857-863.

LUTZ R. & HESSLER R., 1983 - Life without sunlight. Biological communities of deep-sea hydrothermal vents.
The Science Teacher, 50, 3 : 22-29.

LUTZ R., JABLONSKI D., RHOADS D. & TURNER R., 1980 - Larval dispersal of a deep-sea hydrothermal vent Bivalve from the Galapagos Rift.
Marine Biology, 57 : 127-133.

RAU G.H. & HEDGES J.I., 1979 - Carbon-13 depletion in a hydrothermal vent mussel : suggestion of a chemosynthetic food source.
Science 203 : 648-649.

RHOADS D.C., LUTZ R.A., REVALAS E.P. & CERRATO R.M., 1981 - Growth of Bivalves at deep-sea hydrothermal vents along the Galapagos Rift.
Science 214 : 911-933.

TUREKIAN K.K., COCHRAN J.K. & NAZAKI Y., 1979 - Growth rate of a clam from the Galapagos rise hot spring field using natural radionuclide ratios.
Nature 280 : 385-387.

TUREKIAN K.K. & COCHRAN J.K., 1981 - Growth rate of a Vesicomyd clam from the Galapagos spreading center.
Science 214 : 909-911.

REMERCIEMENTS

Nos plus vifs remerciements à Michel Salaun pour la réalisation des dessins 1, planche II ; planche III ; 2, 3, 4, planche V, à Alain Le Mercier, auteur des photographies 4, planche I ; 2, planche II ; 1 et 5, planche V ; 1 et 2, planche IV, à Gérard Sinquin pour sa collaboration au microscope électronique à balayage et au C N E X O pour l'aide matérielle et financière fournie dans le cadre du contrat N° 83/7124.

Haliotis, 13, 1983
p. 83 à 89

ETUDE DE L'ISTHME PALLEAL DE *RUDITAPES PHILIPPINARUM*, ADAMS & REEVE (BIVALVIA, VENERIDAE) AU MICROSCOPE ELECTRONIQUE A BALAYAGE

par

Marcel LE PENNEC* et Henri PETIT**

**Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences, 29283 BREST CEDEX*

***Department of Orthodontics, Baylor College of Dentistry, 3302 Gaston Avenue, Dallas, TEXAS 75246*

RESUMEN : ESTUDIO DEL ISTMO PALEAL DE *RUDITAPES PHILIPPINARUM*, AL MICROSCOPIO ELECTRONICO A BARRIDO.

El istmo paleal que secreta los dientes y el ligamento, esta una estructura compleja que sufre diversas transformaciones durante la ontogenesis. Por otro lado, y en razon de su interpenetracion en el seno de los tejidos duros, esta region es aun mal conocida. Un estudio realizado en microscopia electronica a barrido ha demostrado una topografia heterogenea del istmo y la existencia de zonas netamente delimitadas, responsables de la secrecion de diferentes compuestos ligamentarios, de los dientes y una actividad celular intensa en la parte posterior de la cresta paleal.

RESUME :

L'isthme palléal, responsable de la sécrétion des dents et du ligament, est une structure complexe qui subit de nombreuses transformations au cours de l'ontogénèse. D'autre part, en raison de son interpénétration au sein des tissus durs, cette région est encore mal connue. Une étude effectuée au microscope électronique à balayage a mis en évidence une topographie hétérogène de l'isthme, l'existence de zones nettement délimitées responsables de la sécrétion des différents composants ligamentaires et des dents et une activité cellulaire intense dans la partie postérieure de la crête palléale.

INTRODUCTION :

En raison des relations intimes de cause à effet et des interpénétrations qui existent entre les cellules palléales dorsales et la charnière, il est difficile d'isoler l'isthme palléal des Bivalves dans sa totalité. C'est pourquoi, malgré les nombreux travaux qui lui ont été consacrés depuis une cinquantaine d'années, principalement par Ranson (1939), Trueman (1949, 1950, 1951), Owen et al. (1953), Yonge (1953), Beedham (1958), Bevelander et Nakahara (1969), Istin et Masoni (1973), cette structure si particulière pose encore de nombreux problèmes concernant sa topographie et la structure des cellules qui la composent.

Des études plus récentes, effectuées par Petit (1977), Le Pennec et al. (1983), fournissent de nouveaux résultats, d'une part, sur les relations entre les tissus isthmiques mous et les éléments durs de la charnière, d'autre part sur la topographie des cellules isthmiques palléales. Les auteurs proposent une nouvelle nomenclature qui tient compte de la position spatiale des cellules et de leurs relations avec les dents et les différentes entités spécifiques du ligament calcifié ou non calcifié.

Par ailleurs, des travaux effectués sur des Veneridae permettent à Le Pennec (1978, 1983) de décrire l'isthme palléal comme une structure complexe et dynamique qui subit de nombreuses transformations au cours de l'ontogénèse larvaire et postlarvaire jusqu'à une longueur de coquille de 4 à 5 mm.

Bien que ces dernières études contribuent à une meilleure compréhension de cet organe, elles montrent aussi des différences selon les espèces. Il nous a semblé qu'une observation de la surface isthmique palléale au microscope électronique à balayage permetterait de mieux coordonner l'agencement cellulaire et de mieux interpréter l'activité des cellules des différentes régions. Complétés par la microscopie électronique à transmission, ces travaux devraient aboutir à l'élaboration d'un modèle fondamental fort utile pour l'analyse systématique des isthmes palléaux chez les diverses familles de Bivalves.

MATERIEL ET METHODES

Les jeunes palourdes ayant servi à cette étude ont été élevées au laboratoire selon les techniques décrites par Lucas et al. (1976). Immédiatement après leur prélèvement dans les bacs d'élevage, les animaux sont placés au réfrigérateur pour une quinzaine d'heures, puis fixés dès leur sortie au moyen de formol neutre. Quarante huit heures plus tard, les animaux sont soigneusement débarassés de leur coquille sous la loupe binoculaire. Cette microdissection est facilitée par le séjour préalable dans le formol qui durçit les parties molles de l'animal, évitant ainsi la plupart des déchirures occasionnées par les opérations de dissection sur du matériel frais.

Après déshydratation dans les alcools et passage au point critique, les échantillons sont recouverts d'un microfilm d'or grâce à un appareil de pulvérisation cathodique (Jéol JFC 1100). Cette dernière opération permet l'observation des tissus non conducteurs dans la colonne du microscope électronique à balayage (Jéol JSM 35).

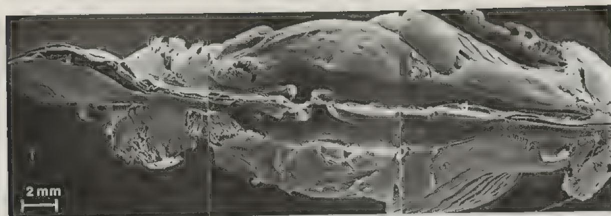
RESULTATS

Chez la palourde juvénile de 5 à 8 mm de longueur, l'isthme palléal occupe le 1/3 de la région dorsale (Planche I, 1). Il s'étend depuis la partie postérieure dorsale du muscle adducteur antérieur jusqu'au muscle adducteur postérieur. Situé dans la partie médiane d'une dépression où vient se loger le plateau cardinal, il présente un relief accidenté où l'on peut distinguer plusieurs régions anatomiques qui sont d'avant en arrière :

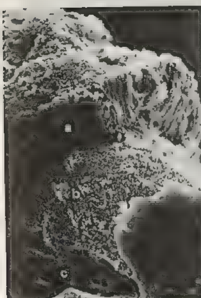
Légende de la Planche I

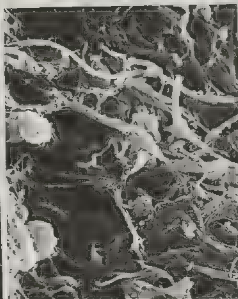
1. Vue d'ensemble de la partie dorsale d'un juvénile de *Ruditapes* (6 mm)
   a. début de l'isthme palléal
   b. lames odontogènes
   c. crête palléale
   d. région sous les lames pliables postérieures
2. Crête palléale
   a. cellules épithéliales palléales
   b. membrane basale
   c. conjonctif
3. Tissu conjonctif
   Nombreuses fibres lâches et quelques élements granulaires.
4. Cellules de la crête palléale. Noter la forme ampullaire et les grains de sécrétion.
5. Aspect pavimenteux, en surface, de l'épithélium de la crête palléale. Présence de nombreux orifices de sécrétion par où sont extrudés les matériaux nécessaires à l'élaboration des structures de la charnière.
6. Deux types juxtaposés et différents de sécrétion. a, extrusion en "éperon", le matériau est alors associé à la membrane. b, expulsion de grains de sécrétion au travers de cratères, la rupture membranaire libère le contenu cellulaire.

Planche I



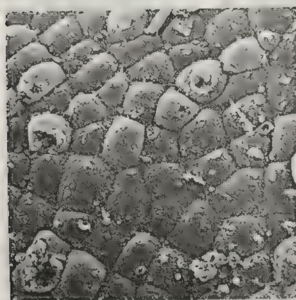
1

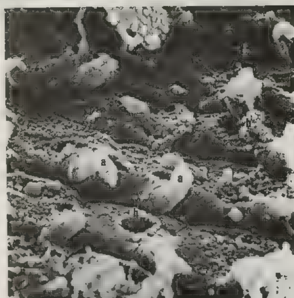






2 50 µm 3 5 µm 4 5 µm



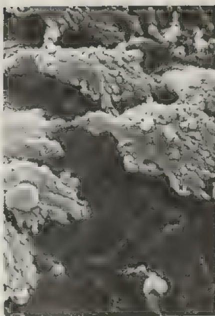


5 1 µm 6 1 µm

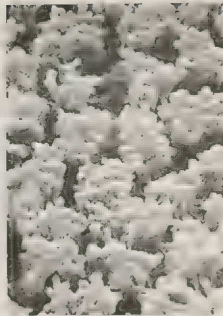
Planche II



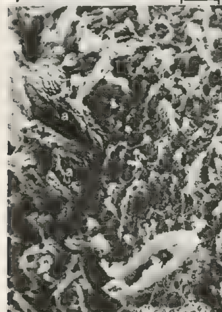
7 2 µm



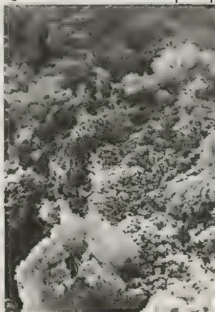
8 1 µm



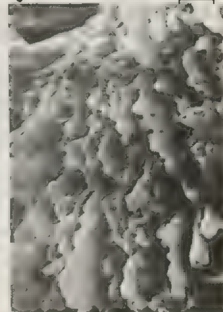
9 1 µm



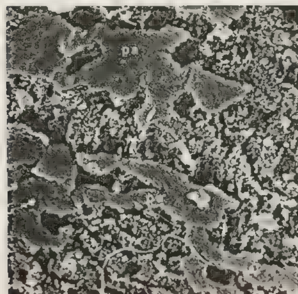
10 5 µm



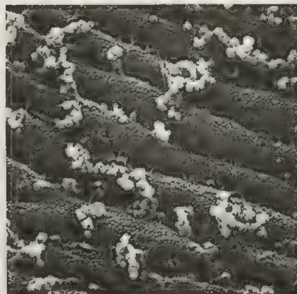
11 5 µm



12 0,5 µm



13 5 µm



14 1 µm

- une zone de faible dimension où prend fin la sécrétion des lames périostracales et où a vraisemblablement lieu l'élaboration du ligament folié (partie du ligament situé en avant de l'umbo) ;

- une zone alternativement en creux et en saillies, constituée par les lames odontogènes qui assurent la sécrétion des dents cardinales 1 b, III, 1 a de la valve droite et 2 b, 2 a, IV de la valve gauche et les fossettes en rapport avec les dents des valves opposées ;

- une zone étroite, haute, la crête palléale est située directement sous le ligament principal dont elle assure la sécrétion. La crête palléale se termine par une région élargie en forme de fer de lance, localisée sous les lames pliables. Immédiatement après, on observe à nouveau les bourrelets palléaux où commence la sécrétion bilatérale des lames périostracales.

A un plus fort grossissement, la crête palléale apparaît constituée d'une seule rangée de cellules reposant sur une membrane basale qui l'isole du tissu conjonctif (Planche I, 2). Ce dernier est composé d'un feutrage à larges mailles constitué de fibres plus ou moins sinueuses entre lesquelles se logent des éléments granulaires (Planche I, 3).

En vue longitudinale, les cellules épithéliales de l'isthme apparaissent hautes (30 µm environ) et étroites (2 µm environ). Elles présentant une forme ampullaire dont la partie bombée contient le noyau (Planche I, 4).

Vues en surface, les cellules sont jointives (épithélium pavimenteux), de forme rectangulaire ou hexagonale. Leur pôle apical est légèrement convexe (Planche I, 5). Certaines d'entre elles possèdent une ouverture cratériforme dans leur surface libre.

Lorsqu'on balaie la surface de la crête palléale, on remarque une zone d'activité cellulaire intense dans la région postérieure (Planche I, 6).

Par leur pôle apical, les cellules extrudent des matériaux qui prennent des dispositions architecturales différentes. On peut observer soit de simples protubérances en "éperons" (Planche II, 7), soit des "vagues déferlantes" (Planche II, 8), soit des constructions de colonnes dressées les unes contre les autres (Planche II, 9). Les sécrétions sont si abondantes dans la partie postérieure de la crête palléale qu'elles finissent par napper entièrement les cellules. Concurremment à l'expulsion de ces matériaux, on peut voir au sommet de certaines cellules des cratères béants tels que ceux mentionnés auparavant (Planche I, 5, 6).

Légende de la Planche II

7. Protubérances en "éperon".
8. Extrusions en "vagues déferlantes".
9. Nappage du produit de sécrétion qui forme une croûte épaisse au-dessus de la couche épithéliale isthmique.
10. Eléments en forme d'aiguille (a), vraisemblablement minéralisés.
11. Association des éléments en bouquets.
12. Vue grossie des éléments.
13. Cellules épithéliales isthmiques au niveau des lames odontogènes montrant les plaques adhésives (pa).
14. Disposition en sillon des cellules palléales isthmiques situées sous les lames pliables postérieures. Sécrétion de grains de proteine ?

Egalement à l'extrémité postérieure de la crête palléale, on remarque de place en place des faisceaux d'aiguilles ou plaquettes plus ou moins associées à des matériaux plus amorphes (Planche II, 10, 11, 12).

Au niveau des lames odontogènes, l'aspect des cellules est différent et on remarque des zones d'adhérence aux tissus durs (Planche II, 13).

Enfin, à l'extrémité postérieure du ligament, sous les lames pliables, l'agencement des cellules épithéliales est encore différent. Elles semblent associées en une couche ondulée formant des sillons. A la surface, de place en place, sont expulsés des granules de matériaux qui s'agglomèrent plus ou moins.

CONCLUSION

L'utilisation du microscope électronique à balayage dans l'étude de l'isthme palléal des Bivalves permet d'obtenir des informations que l'on peut rapprocher de l'anatomie physiologique de ces Mollusques.

Outre la forme et l'agencement des cellules, on observe également une activité dont l'intensité diffère selon les régions. Les cellules les plus actives étant situées sous la partie postérieure du ligament principal. Le matériel extrudé qui apparaît aux pôles apicaux cellulaires peut être constitué de protéines et(ou) du mucus qui pourraient être incorporées au ligament ou prendre une part active dans des processus de minéralisation localisés. Il s'agirait dans ce cas de microvillosités chargées qui s'isolent en formant des "budding blebs" qui se détachent du pôle des cellules. D'un autre côté, les cratères qui se forment après la décharge des sécrétions granulaires sont peut-être les orifices sécrétoires des "cellules à mucus". Les faisceaux d'aiguilles ou plaquettes sont très probablement une forme précoce de minéralisation, qui sera donc incorporée pour constituer le résilium du ligament principal.

Dans la zone située sous les lames pliables, les granules qui apparaissent à la surface sont vraisemblablement en rapport avec l'allongement des lames pliables postérieures. Dans ces conditions, elles sont composées de matériaux polymérisables participant à la construction protéique de ces structures souples.

Une observation au microscope électronique à transmission, complétée par de l'histochimie, pourrait contribuer à résoudre ces questions.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BEEDHAM, G.E., 1958 - Observations on the mantle of the Lamellibranchia. *Quart. J. Micr. Sci.*, 99 : 181-197.

BEVELANDER, G. & NAKAHARA, H., 1969 - An electron microscope study of the formation of the nacreous layer in the shells of certain Bivalves. *J. Calc. Tiss. Res.*, 3 : 84-92.

ISTIN, M. & MASONI, A., 1973 - Absorption et redistribution du calcium dans le manteau des Lamellibranches en relation avec la structure. *Calc. Tiss. Res.*, 11 : 151-162.

LE PENNEC, M., PETIT, M., JONES, D. & DAVIS, W., 1983 - Isthmus and ligament interrelationship in Unionid mussels : A basis for a comprehensive terminology. *Tissue and Cell* (sous presse).

LE PENNEC, M., 1978 - Genèse de la coquille larvaire et postlarvaire chez divers Bivalves marins. *Th. d'Etat, U.B.O., Brest* : 229 p. - 102 pl.

LE PENNEC, M., 1983 - Ontogenèse et morphogenèse de l'isthme palléal chez *Ruditapes philippinarum*. *Cah. Biol. Mar.* (sous presse).

LUCAS, A., LE PENNEC, M., PRIEUR, D. & LE ROUX, S., 1976 - Elevages expérimentaux de larves de Mollusques marins. *Lab. Zoo., U.B.O., Brest* : 1-25.

OWEN, G.E., TRUEMAN, R. & YONGE, C.M., 1953 - The ligament in the Lamellibranchia. *Nature*, 171 : 73-75.

PETIT, H., 1977 - The mantle-shell in the fresh-water mussel *Amblema plicata perplicata* Conrad. *Doctoral Dissertation, Baylor University, Texas (U.S.A.)*

RANSON, G., 1939 - Le provinculum de la prodissoconque de quelques Ostreidés. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2 : 318-332.

TRUEMAN, E.R., 1949 - The ligament of *Tellina tenuis*. *Proc. Zool. Lond.*, 119 : 717-742.

TRUEMAN, E.R., 1950 - Observations on the ligament of *Mytilus edulis*. *Quart. J. Micr. Sci.*, 913 : 225-235.

TRUEMAN, E.R., 1951 - The structure, development and operation of the hinge ligament of *Ostrea edulis*. *Quart. J. Micr. Sci.*, 92, 2 : 129-140.

YONGE, G., 1953 - The monomyarian condition in the Lamellibranchia. *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, 62 : 443-478.

Haliotis, 13, 1983
p. 91 à 96

CARACTERES ULTRASTRUCTURAUX DU MUSCLE CRUCIFORME CHEZ *DONAX TRUNCULUS* (MOLLUSQUE LAMELLIBRANCHE TELLINACEA)

par

Liliane FRENKIEL

Laboratoire de Biologie marine,
Institut de Biologie, U.S.T.H.B., ALGER, ALGERIE

ABSTRACT - FINE STRUCTURE OF THE CRUCIFORM MUSCLE IN A TELLINACEAN LAMELLIBRANCH, *DONAX TRUNCULUS* L..

The Tellinacea are characterized by a cruciform muscle complex located at the ventral palleal fusion. Ultrastructural study of this muscle draws that it has different characteristics from these of other palleal muscles. It consists of myofilaments with a diameter of up to 200 nm, with sparse, small mitochondria and with little glycogen reserves, and can thus be classified as a "catch muscle" capable of maintaining a very long tonic contraction for very little energetic expense. Attachment of the cruciform muscle is through an adhesive epithelium with tonofilaments, less modified than the "tendon cells" which are involved in attachment of the adductor muscles. This combination of characters leads to the conclusion that the cruciform muscle is not capable of rapid contraction and is not therefore involved directly in the rhythmic movements of the shell during burrowing. Rather, its principal role lies in facilitating function of the associated sense organ.

RESUME

Les Tellinacea sont caractérisés par l'existence au niveau de la soudure palléale ventrale d'un muscle cruciforme auquel est associé un organe sensoriel pair. L'étude ultrastructurale de ce muscle chez *Donax trunculus* L. et *Scrobicularia plana* da Costa révèle des caractères très différents de ceux des autres muscles palléaux. Les myofilaments épais dont le diamètre peut atteindre 200 nm, les mitochondries petites et rares, l'absence de réserves énergétiques autorisent à considérer ce muscle comme un "catch-muscle" capable de maintenir une contraction tonique pratiquement permanente avec une dépense d'énergie négligeable. L'insertion palléale du muscle cruciforme est constituée par un épithélium adhésif riche en tonofilaments nettement moins modifié que l'épithélium qui constitue la zone d'insertion des muscles adducteurs. L'ensemble de ces caractères permet d'affirmer que le muscle cruciforme n'exerce jamais de fortes tractions et qu'il est incapable de mouvements rapides. De ce fait, il ne peut jouer aucun rôle direct dans les mouvements de battement des valves lors de l'enfouissement. Son principal rôle est donc très probablement en relation avec le fonctionnement de l'organe sensoriel.

INTRODUCTION

La situation du Muscle cruciforme des Tellinacea au niveau de la soudure palléale ventrale et à la base du siphon inhalant a conduit à le considérer comme un adducteur accessoire résultant de la différenciation des fibres musculaires palléales (Von Ihering, 1900) puis comme un point d'ancrage pour les siphons (Yonge, 1947). Pour Yonge, le muscle doit avoir précédé l'organe sensoriel associé et jouer un rôle propre alors que, pour Graham (1934), le principal rôle de ce muscle complexe serait de permettre le fonctionnement des organes sensoriels associés à ses racines postérieures. Des études expérimentales montrent un rôle proprement musculaire, limité ; en effet le Muscle cruciforme limite le baillement des valves sans présenter de contractions actives chez *Donax trunculus* (Frenkiel et Moueza, 1977) et contribue à orienter les siphons en direction postérieure chez *Scrobicularia plana*

(Odiete, 1978). Ces auteurs estiment que le muscle cruciforme ne joue pas, dans l'extension et la rétraction des siphons, le rôle actif que lui prête Yonge (1947). Selon Frenkiel et Moueza (1977) il pourrait jouer un rôle dans le battement des valves coordonné avec le travail du pied au cours de l'enfouissement. Un tel rôle est compatible avec les données structurales sur l'organe sensoriel du muscle cruciforme (Frenkiel et Moueza, 1980 ; Frenkiel, 1982) ainsi qu'avec ses propriétés mécanoréceptrices telles qu'elles ressortent de l'étude électrophysiologique (Pichon, Moueza et Frenkiel, 1978, 1980). L'étude ultrastructurale du Muscle cruciforme que nous avons entreprise doit nous permettre de préciser son mode d'action et constitue le préalable à toute nouvelle hypothèse sur son rôle.

MATERIEL ET METHODES

L'étude ultrastructurale du Muscle cruciforme a été menée essentiellement sur des jeunes individus de 1 mm à 4 mm, chez lesquels les organes palléaux sont différenciés, fixés in toto ce qui permet de conserver les insertions musculaires intactes et les muscles dans un état de contraction isométrique modérée. La coquille, brisée au voisinage de l'umbo pour permettre une meilleure pénétration du fixateur est éliminée par décalcification après la fixation selon la technique de Dietrich et Fontaine (1973). Cette étude a été complétée par des observations sur la structure du muscle cruciforme d'animaux adultes, prélevé sans anesthésie. Les fixations sont effectuées entre 2°C et 4°C par la technique de fixation en un temps de Hirsch et Fedorko (1968) adaptée aux mollusques marins (Frenkiel et Moueza, 1980 ; Moueza, 1981 ; Frenkiel et Moueza, 1982). Le pH a été ajusté entre 7 et 7,2 et l'osmolarité du vecteur à 1300 mOsm. Après inclusion en Epon-Araldite selon Mollenhauer (1964), les coupes réalisées sur Ultrotome III LKB et recueillies sur grilles de 100 mesh recouvertes d'un film de collodion, ont été contrastées par le citrate de plomb et examinées dans le microscope Hitachi HU 12A de l'Institut National Agronomique d'Alger sous une tension accélératrice de 100 kV avec une intensité de filament de 20 µA.

RESULTATS

Les cellules du Muscle cruciforme, parallèles entre elles sont noyées dans une matrice extracellulaire fibreuse abondante qui constitue environ 50 % du volume du muscle chez les adultes ; leur section ovalaire ne dépasse pas 7 µm de large et 3 µm d'épaisseur. Du fait de leur longueur, il est exceptionnel de rencontrer le noyau, sauf dans les myoblastes en cours de différenciation chez les juvéniles. Les myofilaments épais sont dispersés apparemment au hasard sans relation régulière avec les myofilaments fins (figs 1 et 2). Leur section irrégulière a un diamètre variable de 40 nm à 200 nm environ correspondant à une surface de section de $3,7.10^3 nm^2$ à $3,7.10^4 nm^2$. Leur longueur supérieure à 10 µm est difficilement mesurable sur coupe. Leur striation complexe (fig. 2), indépendante de l'état de tension, apparaît sous des aspects différents qui, selon Elliott (1974), sont fonction de la pénétration de l'acétate d'uranyle. Les mitochondries sont rares, petites, à crêtes réduites, le réticulum est peu développé à l'exception de citernes périphériques qui peuvent porter des ribosomes dans les jeunes myoblastes et deviennent lisses dans le muscle différencié où elles forment des dyades avec la membrane plasmique. L'espace intermembranaire d'environ 10 nm de large est alors dense ou faiblement septé. Les corps denses indépendants de la membrane plasmique sont peu nombreux, par contre des plaques denses constituant des dispositifs d'ancrage assimila-

bles à des hémidesmosomes sont réparties sur le pourtour des myocytes mais sont surtout nombreuses au voisinage des extrémités.

La structure des insertions musculaires est différente au niveau de la fente intramusculaire et au niveau du bord palléal. Au niveau de la fente, dont la bordure épithéliale pavimenteuse n'est pas modifiée, les cellules musculaires sont insérées sur une couche basale sous épithéliale épaisse. La membrane sarcoplasmique forme des digitations où les plaques denses en relation avec la matrice extracellulaire fibreuse sont particulièrement nombreuses. Au niveau de l'insertion palléale, les extrémités digitées des myocytes sont également en relation avec la couche sous-épithéliale fibreuse par des plaques denses ; l'épithélium palléal est par contre nettement modifié dans toute la zone d'insertion du muscle (fig. 3). Il est constitué de cellules larges et aplaties dont la hauteur ne dépasse pas 1 µm alors que l'épithélium palléal adjacent atteint 5 µm à 6 µm de hauteur. Sa membrane basale forme des hémidesmosomes qui font face aux plaques denses des myocytes. Il n'y a cependant jamais formation de véritables desmosomes comme au niveau de l'insertion des muscles adducteurs (Frenkiel, 1982). A partir de ces hémidesmosomes, des faisceaux de tonofilaments traversent toute la hauteur des cellules épithéliales pour se terminer dans l'axe des microvillosités courtes, irrégulières, légèrement dilatées, dont les extrémités apicales épaissies sont en relation avec un feutrage extracellulaire dérivé du glycocalyx.

DISCUSSION

Les muscles des Mollusques ont été classés en fonction de l'organisation des myofilaments (Hoyle, 1964) et de nombreux travaux ont établi une relation entre la présence de myofilaments striés très épais contenant une forte proportion de paramyosine et le mode de contraction de muscles toniques appelés "catch muscles" comme les adducteurs de nombreux Lamellibranches et le muscle rétracteur du byssus de moule (A.B.R.M.)(Philpott, Kahlbrock et Szent-Györgyi, 1960 ; Hanson et Lowy, 1961 ; Lowy, Millman et Hanson, 1964). Des études plus récentes telles celles de Plesch (1977) ont mis l'accent sur la diversification des muscles de mollusques, prenant en compte des caractères cytologiques autres que la structure des myofilaments, et conduit Nicaise et Amsellem (1983) à proposer une nouvelle classification des muscles chez les Mollusques. Les caractères du Muscle cruciforme amènent à lui attribuer, dans cette classification, la formule Z5 L4 F4 T3 R2 M1 très proche de celle de l'A.B.R.M. . La surface de section de ses myofilaments épais, près de 4 fois plus grande que celle des myofilaments de l'A.B.R.M. en fait un muscle tonique à contraction lente et soutenue. La rareté des mitochondries de taille réduite est probablement en relation avec la faiblesse de ses dépenses énergétiques tandis que le reticulum sarcoplasmique limité à des dyades périphériques ne devrait lui permettre qu'une relaxation très lente.

Les insertions palléales de muscle cruciforme sont réalisées par l'intermédiaire d'un épithélium "adhésif" dont la résistance à la traction est augmentée par l'abondance de tonofilaments, comme celui décrit par Hübendick (1958) et Plesch (1976). Cet épithélium adhésif en relation avec la face interne de la coquille par l'intermédiaire de microvillosités et d'un glycocalyx faiblement modifiés assure une insertion assez fragile comme l'avait remarqué Hübendick chez *Acroloxus lacustris*.

Il résulte de la structure du muscle cruciforme et de celle de ses insertions palléales que celui-ci ne peut en aucun cas constituer un adducteur secondaire ni être directe-

ment impliqué dans le battement rythmique des valves nécessaire aux mouvements d'enfouissement. Dès lors, même s'il est indéniable qu'il aide à limiter le baillement des valves (Frenkiel et Moueza, 1977) et à orienter les siphons lors de leur extension (Odiete, 1978) son rôle principal doit être de maintenir une traction assez importante au niveau de la paroi rigide de la fente intramusculaire de l'organe sensoriel pour en contrôler le volume. Ce rôle peut être soit de maintenir constant le volume de la fente à l'intérieur de laquelle la pression est variable soit au contraire, comme le pense Odiete (1978), de le faire varier. Il ne semble pas que cette question puisse être considérée comme résolue. Une étude embryologique et une nouvelle approche électrophysiologique devraient nous permettre de mieux cerner ce problème.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DIETRICH, H.F., et FONTAINE, A.R., 1975 - A decalcification method for ultrastructure of echinoderm tissues. *Stain Technol.*, 50: 351-352.

ELLIOTT, A., 1974 - The arrangement of myosin on the surface of paramyosin filaments in the white adductor muscle of *Crassostrea angulata*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 186: 53-66.

FRENKIEL, L., 1982 - L'organe sensoriel du muscle cruciforme des Tellinacea (Mollusque Lamellibranche). - Structure, Ontogenèse, Rôle. Thèse de Doctorat d'Etat, Paris 6.

FRENKIEL, L., et MOUEZA, M., 1977 - Le fonctionnement du muscle cruciforme des Tellinacea. *J. moll. Stud.*, 43: 189-191.

FRENKIEL, L., et MOUEZA, M., 1980 - Ciliated receptors in the cruciform muscle sense organ of *Scrobicularia plana* da Costa (Mollusque Lamellibranche Tellinacea). *Z. mikrosk. anat. Forsch.*, 94: 881-894.

FRENKIEL, L., et MOUEZA, M., 1982 - Ultrastructure des statocystes chez *Scrobicularia plana* et *Tellina tenuis* (Mollusque Lamellibranche Tellinacea). *J. moll. Stud.*, 48: 148-158.

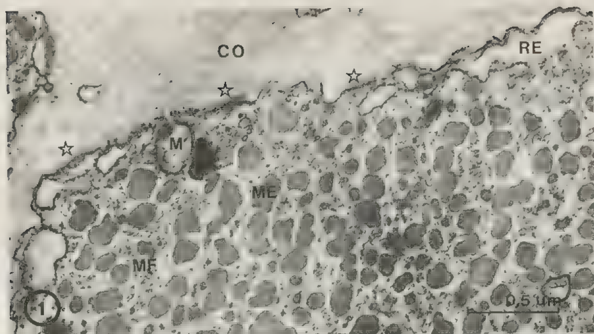
GRAHAM, A., 1934 - The cruciform muscle of Lamellibranche. *Proc. Roy. Soc. Edinb.*, 54: .7-29.

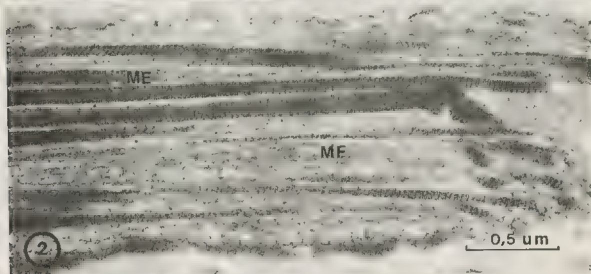
HANSON, J., et LOWY, J., 1964 - The structure of molluscan tonic muscles. In Biochemistry of muscle contraction. J. Gergely Ed. 407p., Little and Brown Publ.

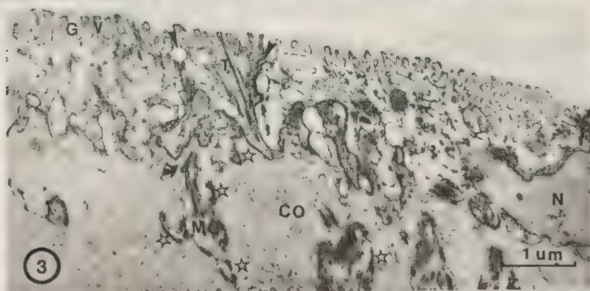
.../...

LEGENDE DES FIGURES

1- Coupe transversale de myocyte du muscle cruciforme. Les myofilaments épais ont une distribution et une forme très irrégulières ainsi qu'un diamètre variable. Le reticulum sous-membranaire est encore granuleux ce qui montre que la différenciation du myocyte n'est pas achevée. Les plaques denses assurant la cohésion avec la matrice extracellulaire riche en collagène sont marquées par des étoiles.
2- Coupe longitudinale de myocyte du muscle cruciforme. La striation des myofilaments épais est variable. La répartition des myofilaments épais est très différente de celle des myofilaments fins. Ces derniers paraissent particulièrement nombreux au voisinage de l'extrémité des myocytes.
3- Insertion palléale du muscle cruciforme. L'extrémité des myocytes n'établit pas de contact direct avec la base de l'épithélium adhésif. La flèche marque une relation étroite entre les plaques denses du myocyte et de la cellule épithéliale. Les tonofilaments sont particulièrement importants dans une cellule étroite délimitée par des pointes de flèche. Les microvillosités courtes et irrégulières ont une extrémité légèrement dilatée.
CO: matrice extracellulaire riche en collagène ; G: glycocalyx ; M: mitochondries ; MC: muscle cruciforme ; ME: myofilament épais ; MF: myofilament fin ; N: noyau de cellule adhésif; RE: reticulum endoplasmique sous-membranaire ; T: tonofilaments ; V: microvillosités.


CO
RE
M
ME
ME
1
0,5 um


ME
ME
2
0,5 um


G
V
T
CO
MC
N
3
1 um

HIRSCH, J.G., et FEDORKO, M.A., 1968 - Ultrastructure of human leukocytes after simultaneous fixation with glutaraldehyde and osmium tetroxide and post-fixation in uranyl acetate. *J. Cell Biol.*, 38: 615-627.

HOYLE, G., 1964 - Muscle and neuromuscular physiology. In Physiology of Mollusca I, 313-351. K.M. Wilbur et C.M. Yonge Eds., Acad. Press Publ..

HÜBENDICK, B., 1958 - On the molluscan adhesive epithelium. *Ark. Zool.*, 11: 31-36.

LOWY, J., MILLMAN, B.M., et HANSON, J., 1964 - Structure and fonction in smooth tonic muscles in lamellibranch molluscs. *Proc. Roy. Soc.* B, 160: 525-536.

MOLLENHAUER, H.H., 1964 - Plastic embedding mixture for use in electron microscopy. *Stain Technol.*, 39: 111.

MOUEZA, M., 1981 - La fixation de Hirsch et Fedorko : une méthode de routine méconnue. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord*, 69: 73-79.

NICAISE, G., et AMSELLEM, J., 1983 - Cytology of Muscle and Neuromuscular Junction. In The Mollusca. Vol. 4, Physiology, Wilbur et Yonge Eds., Acad. Press Publ.

ODIETE, W.O., 1978 - The cruciform muscle and its associated sense organ in *Scrobicularia plana* (da Costa). *J. moll. Stud.*, 44: 180-189.

PHILPOTT, D.E., KAHLBROCK, M., et SZENT-GYÖRGYI, A.G., 1960 - Filomentous organization of molluscan muscles. *J. ultrastr. Res.*, 3: 254-269.

PICHON, Y., MOUEZA, M., et FRENKIEL, L., 1978 - Physiologie de l'organe sensoriel du muscle cruciforme de *Donax trunculus* L. (Mollusque Lamellibranche Tellinacea). *J. Physiol.*, 74: 4, 9A.

PICHON, Y., MOUEZA, M., et FRENKIEL, L., 1980 - Mechanoreceptor properties of the sense organ of the cruciform muscle in a tellinacean Lamellibranch, *Donax trunculus* L.: an electrophysiological approach. *Marine Biology Letters*, 1: 273-284.

PLESCH, B., 1976 - Shell attachment in the pond snail *Lymnaea stagnalis* L.. *Cell Tiss. Res.*, 171: 389-396.

PLESCH, B., 1977 - An ultrastructural study of the musculature of the pond snail *Lymnaea stagnalis* L.. *Cell Tiss. Res.*, 180: 317-340.

VON IHERING, H., 1900 - The Musculus cruciformis of the Order Tellinacea. *Proc. Acad. natur. Sci. Philad.*, 480-481.

YONGE, C.M., 1949 - On the structure and adaptations of the Tellinacea, deposit-feeding Eulamellibranchia. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, 234B: 29-76.

THEME IV.

BIOMINERALISATION

Haliotis, 13, 1983
p. 99 à 113

LES CONCRETIONS RENALES CHEZ LES BIVALVES MARINS : ETUDES ANCIENNES ET RECENTES

par
Albert LUCAS* et Michel HIGNETTE**
*Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences - 29283 BREST Cedex
** Institut Océanographique - Aquarium - MC 98000 MONACO

RESUME :
L'existence de concrétions minérales de quelques micromètres à quelques centaines de micromètres dans les reins de certains Mollusques Bivalves a été décelée par plusieurs auteurs anciens, parmi lesquels on peut citer POLI (1791-1827) ; SIEBOLD (1848) sur *Pectunculus pilosus* ; LACAZE-DUTHIERS (1855) sur *Pinna nobilis* ; KRUKENBERG (1879) sur *Pinna squamosa* ; LETELLIER (1887) sur *Mytilus edulis* et *Cytherea chione* ; KELLOG (1892) sur *Pecten irradians* ; TURCHINI (1923) sur *Pecten maximus, Tapes decussata, Cardium norvegicum* et *Mya arenaria*. Certains de ces auteurs ont précisé leur composition chimique (Phosphate de calcium accompagné de divers métaux), leur structure en grains amorphes ou en sphéro-cristaux à strates concentriques, ainsi que leur aspect en lumière polarisée.

Cependant, bien que des ouvrages de synthèse, tels que ceux de FRANC (1960) et POTTS (1967), aient mentionné les anciens travaux, ceux-ci sont très souvent omis par les auteurs récents. Le but de la présente revue a été de combler cette lacune et d'établir un bilan en tenant compte de toutes les sources.

Les connaissances acquises grâce à l'analyse de 32 publications ont été synthétisées dans trois tableaux : l'un est classé par ordre chronologique des publications, un autre par ordre systématique des espèces, un troisième en fonction des éléments chimiques majeurs trouvés dans les concrétions. Enfin, une partie est consacrée à l'intérêt des études sur ces concrétions : similarité avec la lithiase humaine, origine biogène des phosphorites, bioaccumulation et qualité de l'environnement, détoxication par excrétion solide.

ABSTRACT : RENAL CONCRETIONS IN MARINE BIVALVES : a review of the litterature.
The existence of concretions measuring from several microns to hundreds of microns in diameter was reported in the kidney of Bivalves quite early by a number of authors, notably POLI (1791-1827) ; SIEBOLD (1848) in *Pectunculus pilosus* ; LACAZE-DUTHIERS (1855) in *Pinna nobilis* ; KRUKENBERG (1879) in *Pinna squamosa* ; LETELLIER (1887) in *Mytilus edulis* and *Cytherea chione* ; KELLOG (1892) in *Pecten irradians* ; TURCHINI (1923) in *Pecten maximus, Tapes decussata, Cardium norvegicum* and *Mya arenaria*.

Although review works such as those of FRANC (1960) and POTTS (1967) have mentioned the earlier works, they are not cited by most of the recent authors. The purpose of the present review was to draw up a complete inventory of the studies devoted to this subject.

The informations coming from 32 studies analysed, have been synthetised in three tables : (1) chronological list of publications and their characteristics, (2) systematical list of species and their type of concretions, (3) chemical elements observed in concretions. A special chapter was devoted to the advantages and interest of studying these concretions : similarity with human renal lithiasis, biological origin of phosphorites, bioaccumulation in relation to environment, detoxication by solid excretion.

MOTS-CLES : Bioaccumulation, Bivalvia, concrétion, rein, néphrolithe.

KEY-WORDS : Bioaccumulation, Bivalvia, concretion, kidney, nephrolith.

INTRODUCTION :

La présence dans les reins des Bivalves de concrétions minérales ou néphrolithes a été signalée dans des publications récentes. Cependant, en 1791-1827, POLI signalait ce phénomène chez *Cytherea chione, Pectunculus pilosus, Pinna nobilis* et plusieurs auteurs du



19ème siècle et du 20ème siècle ont décrit, avec souvent beaucoup de précision, des concrétions rénales chez diverses espèces de Bivalves. Or, la majorité des auteurs récents ne citent aucun de ces travaux dans leurs références bibliographiques, alors que des ouvrages de synthèse tels que ceux de FRANC (1960) et POTTS (1967) ont mentionné les principaux auteurs anciens. En outre, des synthèses plus anciennes (MARCHAL, 1890 ; STROHL, 1914) avaient été consacrées à ce phénomène très étudié au siècle dernier.

Le but de la présente note est de faire une mise au point des travaux sur les concrétions rénales des Bivalves en n'écartant aucune source d'information connue et en analysant ce qu'apportent respectivement les études anciennes (en prenant 1950 comme limite arbitraire) et les récentes.

L'une des difficultés de la présente étude réside dans le sens plus ou moins large qui peut être accordé au terme "concrétion". En se limitant à la forme très caractéristique des sphérocristaux, on courerait le risque d'ignorer des types de microconcrétions minérales amorphes ou cristallisées décelables dans les vacuoles ou le cytoplasme des cellules rénales.

Chez les auteurs du 19ème siècle, qui n'utilisaient au mieux que l'observation de préparations extemporanées au microscope, les seules concrétions observées sont des sphérocristaux (SIEBOLD, 1848 ; LACAZE-DUTHIERS, 1855 ; KRUKENBERG, 1880 ; LETELLIER, .887). Par contre, sur des coupes à la paraffine, l'observation microscopique a permis de reconnaître des concrétions intracellulaires de plus faible taille : c'est la cas de TURCHINI (1923) qui en a découvert chez plusieurs espèces.

Pour éviter toute confusion à ce sujet, on fera la distinction entre les sphérocristaux et les autres types de concrétions.

LES ETUDES ANCIENNES (antérieures à 1950)

Difficultés d'utilisation

Les études anciennes, malgré le volume de leur texte, sont souvent pauvres en renseignements précis. Cela tient à l'expression de la littérature scientifique du 19ème siècle et du début du 20ème siècle, que l'on peut caractériser comme suit.

Les descriptions écrites sont très disertes mais extrêmement imprécises, souvent confuses, personnalisées et circonstancielles. Il faut en général lire beaucoup de pages pour extraire quelque renseignement valable. Cette imprécision du texte est cependant le plus souvent levée lorsqu'il a des planches de dessin, dont la facture peut être excellente (LACAZE-DUTHIERS, 1855 ; TURCHINI, 1923).

Les espèces étudiées sont souvent mal désignées : emploi du nom de genre seulement ou usage du nom vernaculaire. Mais là encore, les légendes des planches (où aucun effet de style n'est recherché) peuvent combler la lacune : c'est le cas par exemple pour *Pecten irradians* étudié par KELLOG (1892).

L'absence de rigueur dans les références bibliographiques est fréquente. Ainsi, LETELLIER (1887) n'a pas de bibliographie ; chez LACAZE-DUTHIERS (1855) il n'y a que de laconiques notes en bas de page qui sont pratiquement inutilisables ; TURCHINI (1923) donne un index bibliographique de 19 pages qui serait conforme aux règles actuelles, si le volume et les pages des ouvrages étaient indiqués.

Enfin, les commentaires sur les travaux antérieurs manquent le plus souvent de rigueur, quand ils ne sont pas totalement erronés. C'est le cas pour TURCHINI (1923), dont voici quelques exemples.

TURCHINI (p. 89) écrit "LETELLIER (1887) chez la moule et cythérée, retire des concrétions des phosphates et un peu d'oxalate des chaux". Or, si l'on se reporte à LETELLIER, celui-ci indique (p. 80) qu'il a recherché les oxalates, mais en vain et il conclut "les calculs ne renferment pas d'oxalate de chaux".

TURCHINI (p. 90) écrit "la plupart des auteurs décrivent les cellules bojaniennes comme de gros éléments avec des vacuoles contenant des concrétions brun-jaunâtres. Il en serait ainsi chez *Ostrea* et *Pecten* selon KELLOG (1890), chez *Anomia* selon SASSI (1903)"...

Or KELLOG (1892 et non 1890) constate (p. 410) des concrétions chez *Pecten* (mais ne parle pas de la couleur) et pour *Ostrea*, où aucune concrétion n'est signalée, il écrit 'the secretory cells are deeply pigmented in most lamellibranchs, but are entirely devoid of coloring matter in the oyster". SASSI (1905 et non 1903) (p. 92) signale des vacuoles dans les cellules de l'épithélium rénal, d'*Anomia*, mais pas de concrétions. De même, BEUK (1899) ne parle pas de concrétions dans les reins de *Teredo* contrairement à ce que dit TURCHINI (p. 91).

Il serait fastidieux de multiplier les exemples. On retiendra que les anciennes publications, par suite de leur manque de précision et de rigueur, doivent être utilisées avec précaution.

Les renseignements fournis (voir Tableau 1 et 2)

Malgré les critiques précédentes, l'apport des publications anciennes est loin d'être négligeable. Le tableau 2 montre que pour toutes les familles où des concrétions ont été trouvées jusqu'ici, c'est toujours (à l'exception des Donacidae) les auteurs anciens qui sont à l'origine de la découverte. Il y a donc eu de leur part un travail exploratoire auquel pourraient se reporter les auteurs actuels qui ont tendance à utiliser les mêmes espèces comme modèle biologique.

Le tableau 1 montre que la description des concrétions a souvent été faite par les anciens auteurs. Cette description concerne l'aspect histologique (notamment chez TURCHINI, 1923) ou l'aspect en lumière polarisée (notamment chez LETELLIER, 1887). La constitution chimique qualitative est aussi donnée par certains auteurs. Ceux-ci ont montré la prédominance du phosphate de calcium et l'absence quasi générale des urates dans les concrétions (SCHLOSSBERGER, 1856 ; LETELLIER, 1887 ; MARCHAL, 1890 ; DELAUNAY, 1931). La présence de traces métalliques a été décrite par KRUKENBERG (1882) pour le manganèse, par LETELLIER (1887) pour le magnésium et le fer.

La motivation des recherches sur ce phénomène biologique apparaît totalement académique : l'existence de ces accumulations de matière minérale frappe l'imagination, aiguise l'intérêt du chercheur qui s'interroge sur leur origine et sur leur devenir. TURCHINI (1923) exprime très clairement la réalité d'une excrétion solide chez les Bivalves (p. 106 et suivantes) en s'appuyant non seulement sur des observations, mais aussi sur la méthode expérimentale des injections de bleu de méthylène (p. 107).

TABLEAU 1 : Renseignements fournis par les publications consacrées à l'étude des concrétions rénales des bivalves marins. Pour chaque rubrique, le signe + indique que le sujet est traité, le signe (+) qu'il l'est très superficiellement, le signe - qu'il ne l'est pas.

DATE	AUTEUR(S)	ESPECE	COMPOSITION CHIMIQUE QUALIT.	COMPOSITION CHIMIQUE QUANTIT.	STRUCTURE	TAILLE et/ou POIDS	ICONOGRAPHIE	FORMATION et/ou ELIMINATION	FREQ. DANS POP.	VAR. SAIS. ou EXP.
1791 - 1827	Poli	*Cytherea chione*	-	-	(+)	(+)	-	-	-	-
		Pectunculus pilosus	-	-	(+)	(+)	-	-	-	-
		Pinna nobilis	-	-	(+)	(+)	-	-	-	-
1848	Siebold	*Pectunculus pilosus*	+	-	(+)	(+)	-	-	-	-
1855	Lacaze-Duthiers	*Pinna nobilis*	(+)	-	(+)	(+)	+	(+)	+	-
		Lucina lactea	-	-	(+)	(+)	+	-	-	-
1856	Schlossberger	*Pinna nobilis*	+	-	(+)	-	-	-	-	-
1879	Krukenberg	*Pinna squamosa*	+	-	(+)	-	-	-	-	-
1880	Krukenberg	*Spondylus gaederopus*	-	-	(+)	-	-	-	-	-
		Mactra lactea	-	-	(+)	-	-	-	-	-
		Ostrea lamellosa	-	-	(+)	-	-	-	-	-
		Tapes decussata	-	-	(+)	-	-	-	-	-
1883	Lacaze-Duthiers	*Aspergillum dichotomum*	-	-	+	(+)	+	-	-	-
1887	Letellier	*Mytilus edulis*	+	-	+	+	(+)	(+)	+	-
		Cytherea chione	+	-	+	+	(+)	+	+	-
1892	Kellog	*Pecten irradians*	-	-	+	(+)	+	(+)	-	-
1902	Lacaze-Duthiers	*Tridacna elongata*	-	-	+	(+)	+	(+)	-	-
		Hippopus hippopus	-	-	+	(+)	-	-	-	-
1909a	Grave	*Atrina rigida*	-	-	(+)	(+)	+	+	-	-
1909b	Grave	*Pinna seminuda*	-	-	(+)	-	-	+	-	-
1923	Turchini	*Mytilus edulis*	-	-	+	+	+	+	-	-
		Pecten maximus	-	-	+	+	+	+	-	-
		Chlamys varia	-	-	(+)	-	-	(+)	-	-
		Tapes decussata	-	-	+	+	+	+	-	-
		Tapes pullastra	-	-	(+)	-	-	(+)	-	-
		Cardium edule	-	-	(+)	-	-	(+)	-	-
		Cardium norvegicum	-	-	+	+	+	+	-	-
		Mya arenaria	-	-	+	+	+	+	-	-
1936	Yonge	*Tridacna derasa*	-	-	+	+	-	+	-	-
		Tridacna crocea	-	-	+	+	-	+	-	-
		Hippopus hippopus	-	-	+	+	-	+	-	-
1961	Czihak et Dierl	*Pinna nobilis*	+	-	+	(+)	+	+	(+)	-
1972	Ghiretti et al.	*Pinna nobilis*	+	+	+	(+)	+	-	-	-
1973	Bryan	*Pecten maximus*	+	+	-	-	-	-	+	+
		Chlamys opercularis	+	+	-	-	-	-	+	+
1978	Doyle et al.	*Mercenaria mercenaria*	+	+	+	+	+	+	(+)	-
		Argopecten irradians	+	-	+	+	+	+	(+)	-
1978	Hignette	*Tridacna maxima*	+	+	+	+	-	(+)	-	-
		Pinna nobilis	+	+	+	+	-	(+)	-	-
1979	Carmichael et al.	*Argopecten irradians*	+	+	+	+	+	+	+	+
		Argopecten gibbus	+	+	+	+	+	+	+	+
1979	George et Pirie	*Mytilus edulis*	+	+	+	-	-	-	-	-
1979	Hignette	*Tridacna maxima*	+	+	+	+	-	(+)	-	-
		Pinna nobilis	+	+	+	+	-	(+)	-	-
1979	Lowe et Moore	*Mytilus edulis*	(+)	-	(+)	+	+	+	-	+
1979	Pirie et George	*Mytilus edulis*	-	-	+	+	+	+	-	-
1979	Tiffany III	*Macrocallista nimbosa*	+	-	+	+	+	+	+	-
1980	Carmichael et al.	*Mercenaria mercenaria*	+	+	-	-	-	-	-	+
1980	George et al.	*Pecten maximus*	+	+	+	+	+	+	-	-
1980	Mauri	*Donax trunculus*	+	(+)	+	+	-	-	+	-
1981	Carmichael et Fowler	*Argopecten irradians*	+	+	+	+	+	+	+	+
1981	Trench et al.	*Tridacna maximum*	+	-	+	+	-	-	-	-
		Tridacna crocea	+	-	+	+	+	-	-	-
		Tridacna squamosa	+	-	+	+	-	-	-	-
		Tridacna derasa	+	-	+	+	-	-	-	-
		Tridacna gigas	+	-	+	+	+	-	-	-
		Hippopus hippopus	+	-	+	+	-	-	-	-
1982	Mauri et Orlando	*Donax trunculus*	+	+	+	+	+	+	+	+
1983	Chassard-Bouchaud	*Mytilus edulis*	+	+	+	+	+	+	-	+

TABLEAU 2 : La présence de concrétions rénales chez les bivalves marins, classés dans l'ordre systématique d'après FRANC, 1960. Les synonymes ont été indiqués dans les cas bien connus, mais certains synonymes peuvent subsister. Les sphérocristaux ont été distingués des autres types de concrétions, sauf dans les cas où la description faite par les auteurs a été trop sommaire. *Mytilus edulis :* (1) un seul exemple considéré comme très exceptionnel par l'auteur.

FAMILLES	ESPECES (ET SYNONYMES)	REFERENCES		SPHERO. CRIST.	AUTRES CONCR.
Glycymeridae	*Glycymeris pilosa*	Poli	1791	+	
	(= Pectunculus pilosus)	Siebold	1848	+	
Mytilidae	*Mytilus edulis*	Krukenberg	1880		
		Letellier	1887	+(1)	
		Turchini	1923		+
		George et Pirie	1979		+
		Pirie et George	1979		+
		Lowe et Moore	1979		+
		Chassard-Bouchaud	1983	+	
Pinnidae	*Pinna nobilis*	Poli	1791	+	
		Lacaze-Duthiers	1855	+	
		Schlossberger	1856	+	
		Czihak et Dierl	1961	+	
		Ghiretti et al.	1972	+	
		Hignette	1978	+	
		Hignette	1979	+	
	Pinna squamosa	Krukenberg	1879	+	
	Pinna seminuda	Grave	1909b		
	Atrina rigida	Grave	1909a	+	
Pectinidae	*Chlamys varia*	Turchini	1923	+	
	Chlamys opercularis	Bryan	1973		
	Pecten maximus	Turchini	1923	+	
		Bryan	1973		
		George et al.	1980	+	
	Pecten jacobaeus	Krukenberg	1880		
	Argopecten irradians	Kellog	1892	+	
	(= Pecten irradians)	Doyle et al.	1978	+	
		Carmichael et al.	1979	+	
		Carmichael et Fowler	1981	+	
	Argopecten gibbus	Carmichael et al.	1979	+	
Spondylidae	*Spondylus gaederopus*	Krukenberg	1880		
Ostreidae	*Ostrea lamellosa*	Krukenberg	1880		

Lucinidae	*Loripes lacteus* (= *Lucina lactea*)	Lacaze-Duthiers	1855	+	
Cardiidae	*Cerastoderma edule* (= *Cardium edule*)	Turchini	1923		+
	Laevicardium norvegicum (= *Cardium norvegicum*)	Turchini	1923		+
Tridacnidae	*Tridacna elongata*	Lacaze-Duthiers	1902	+	
	Tridacna maxima	Hignette	1978	+	
		Hignette	1979	+	
		Trench et al.	1981	+	
	Tridacna crocea	Yonge	1936	+	
		Trench et al.	1981	+	
	Tridacna squamosa	Trench et al.	1981	+	
	Tridacna derasa	Yonge	1936	+	
		Trench et al.	1981	+	
	Tridacna gigas	Trench et al.	1981	+	
	Hippopus hippopus	Lacaze-Duthiers	1902	+	
		Yonge	1936	+	
		Trench et al.	1981	+	
Veneridae	*Callista chione* (= *Cytherea chione*)	Poli	1791	+	
		Letellier	1887	+	
	Macrocallista gigantea (= *Macrocallista nimbosa*)	Tiffany III	1979	+	
	Ruditapes decussatus (= *Tapes decussatus*)	Krukenberg	1880		
		Turchini	1923		+
	Venerupis pullastra (= *Tapes pullastra*)	Turchini	1923		+
	Mercenaria mercenaria	Doyle et al.	1978	+	
		Carmichael et al.	1980	+	
Donacidae	*Donax trunculus*	Mauri	1980	+	
		Mauri et Orlando	1982	+	
Mactridae	*Mactra lactea*	Krukenberg	1880		
Myidae	*Mya arenaria*	Turchini	1923	+	
Clavagellidae	*Brechites dichotoma* (= *Aspergillum dichotomum*)	Lacaze-Duthiers	1883	+	

LES ETUDES RECENTES (depuis 1950)

Les méthodes

Aux méthodes classiques des anciens auteurs : analyse chimique élémentaire (LETELLIER, 1887), microscopie photonique soit sur frottis (LACAZE-DUTHIERS, 1855), soit sur coupes à la paraffine ou à la congélation (TURCHINI, 1923), usage du microscope polarisant (LETELLIER, 1887), se sont ajoutés de nombreux moyens d'observation et d'analyse chimique. Parmi ceux-ci, on peut citer : la centrifugation différentielle (CARMICHAEL et al., 1980), le four à combustion (BRYAN, 1973), l'histochimie (BRYAN, 1973 ; LOWE et MOORE, 1979), le marquage par éléments radioactifs (BRYAN, 1973 ; HIGNETTE, 1979 ; CARMICHAEL et al., 1980), la microscopie électronique à transmission (CARMICHAEL et al., 1979 ; PIRIE et GEORGE, 1979 ; GEORGE et al., 1980 ; TRENCH et al., 1981), la microscopie électronique à balayage (DOYLE et al., 1978 ; PIRIE et GEORGE, 1979 ; GEORGE et al., 1980), la diffraction des rayons X (DOYLE et al., .978 ; HIGNETTE, 1978, 1979 ; TIFFANY III, 1979), la spectrophotométrie en infrarouge (HIGNETTE, 1978, 1979), la spectrophotométrie d'absorption atomique (BRYAN, 1973 ; GEORGE et al., 1978 ; HIGNETTE, 1978, 1979 ; CARMICHAEL et al., 1979 ; PIRIE et GEORGE, 1980), la microsonde électronique à spectrométrie sélective en énergie (DOYLE et al., 1978 , HIGNETTE, 1978, 1979 ; CARMICHAEL et al., 1979 ; MAURI, 1980 ; MAURI et ORLANDO, 1982), la microsonde électronique à spectrométrie dispersive en longueur d'onde (HIGNETTE, 1979).

D'autres méthodes histophysiques telles que la micro-diffraction d'électrons et la microsonde Raman à laser ont été employées pour l'étude des concrétions dans d'autres groupes systématiques (voir MARTOJA, 1981 a).

Les résultats

Les méthodes précédentes ont permis de préciser la composition chimique quantitative et en particulier d'établir la liste des éléments métalliques qui s'accumulent dans les concrétions (voir tableau 3). Les méthodes histochimiques et ultrastructurales ont montré le rôle du système lysosomial-vacuolaire dans la formation des concrétions et la réalité de l'excrétion solide de type apocrine (LOWE et MOORE, 1979 ; PIRIE et GEORGE, 1979).

A côté de ces résultats statiques ou ponctuels, les aspects dynamiques des accumulations minérales dans le rein ont été analysés de deux façons, soit par observation des variations saisonnières (BRYAN, 1973), soit par expérimentation : l'addition de sels métalliques ou de leurs isotopes radioactifs dans l'eau a été réalisée et les conséquences sur les concrétions (ou le rein entier) ont été suivies (BRYAN, 1973 ; HIGNETTE, 1979 ; LOWE et MOORE, 1979 ; CARMICHAEL et FOWLER, 1981 ; MAURI et ORLANDO, 1982 ; CHASSARD-BOUCHAUD, 1983).

INTERET DES ETUDES SUR LES CONCRETIONS

L'existence de concrétions minérales dans les reins des Bivalves a suscité l'intérêt des biologistes pour des raisons très diverses.

Similarité avec la lithiase humaine

C'est LACAZE-DUTHIERS (1855) qui a fait le premier le rapprochement (p. 313 et 314) entre ces concrétions sans acide urique et les "calculs" de la vessie humaine, qu'il connaissait comme étant des phosphates ammoniacaux-magnésiens, eux-aussi dépourvus d'acide urique.

TABLEAU 3. EN HAUT : CONCENTRATIONS DES ELEMENTS MAJEURS DES SPHEROCRISTAUX EXPRIMES EN µg/g

EN BAS : POURCENTAGES RELATIFS DES ELEMENTS MAJEURS DES SPHEROCRISTAUX (ANALYSES A LA MICROSONDE - SPECTROMETRIE SELECTIVE EN ENERGIE - EDAX)

ESPECE	CALCIUM	PHOSPHORE	MANGANESE	MAGNESIUM	ZINC	CUIVRE	CADMIUM	FER	CHROME	REFERENCES
Pinna nobilis	119 000	112 000	34 000	24 000						Ghiretti et al. 1972
			30 000		300	1 300				Hignette, 1978
Chlamys opercularis	125 000	57 000	110 000		71 000					Bryan 1979
Pecten maximus	101 000		106 000	15 100	101 000	430	160	360		George et al. 1980
Argopecten irradians	251 231	144 580	23 640	36 520	16 550	8,9	19,7	608	49,3	Carmichael et al.1979
Argopecten gibbus	101 833	4 133	24 000	5 400	14 466	440	546		466	Carmichael et al.1979
Tridacna maxima			30 000		3 000	15				Hignette 1978
Mercenaria mercenaria					59 000	4 000	11		20	Doyle et al. 1978

Pinna nobilis	37	38	8	9		Hignette 1978
Pecten maximus	6-11	38-54	4-14		13-23	George et al. 1980
Argopecten irradians	25	42	2,8	28	1	Carmichael et al.1979
Argopecten gibbus	29	46	16	4,2	4,6	Carmichael et al.1979
Tridacna maxima	71-79	16-23	1-2	1-2,5		Hignette 1978
Donax trunculus	5-15	14-23	9-19	1-3	traces	Mauri et Orlando 1982

En 1979, TIFFANY III découvrait dans le rein d'une Veneridae, *Macrocallista nimbosa* des calculs dont les tailles variaient de moins de 0,1 mm à 2,5 mm(1), et ayant constaté (p. 164) que "the renal calculi are similar in composition and structure to human calcium phosphate calculi" proposait que les concrétions de *M. nimbosa* "may serve as a model to study the growth and development of these medically important stones". En effet, selon cet auteur (p. 165) "the use of *M. nimbosa* as a study animal to investigate calculi development has several advantages.... Finaly, access to the kidney in *M. nimbosa* is a relatively simple task, and once the system and its calculi have been thoroughly characterized structurally, the way is then paved for physiologic investigation of the causes and treatment of kidney stones".

Cet auteur ne voit, semble-t-il, aucune différence entre les concrétions des Bivalves et les calculs rénaux de l'homme. La présence d'oxalate dans les concrétions de *Pinna nobilis* et *Tridacna maxima* (HIGNETTE, 1978, 1979) élargit cette hypothèse. Par contre MARTOJA et al. (1975, p. 443) estiment que les sphérocristaux, qu'ils ont principalement étudié chez les Insectes, diffèrent par leur état physique et leur composition chimique des lithiases des Vertébrés.

Origine biogène des phosphorites

Pour les géologues, l'origine des dépôts de phosphate de calcium naturel ou phosphorite, s'explique difficilement par précipitation chimique. Par contre, leur formation biologique est incontestable, chez les Mollusques Bivalves, notamment. C'est pourquoi, DOYLE et al. (1978) estiment que la production biogène de concrétions de phosphate de calcium amorphe transformé au cours des temps à l'état cristallisé par épigénèse, peut expliquer la formation de certains dépôts marins de phosphorites. Cependant, cette formation est quantitativement limitée : en effet, sur 400 *Mercenaria mercenaria* récoltées, ces auteurs (p. 1431) n'ont obtenu que 2,8 g de concrétions. Il faut remarquer que s'ils avaient pris pour exemple *Macrocallista nimbosa*, *Callista chione*, ou *Pinna nobilis*, les poids des phosphorites biogènes auraient été considérablement plus élevés.

Bioaccumulation et qualité de l'environnement

Les concrétions rénales de phosphate de calcium accumulent divers métaux qui se rencontrent à l'état de traces dans le milieu naturel, et jouent ainsi le rôle de "concentrateurs biologiques" selon l'expression de MARTOJA et al., 1975 (p. 447). L'analyse de ces métaux ou de leurs isotopes radioactifs dans les concrétions, est un moyen d'évaluer l'intensité de pollution du milieu par certains cations toxiques ou d'effectuer une surveillance radiologique (LOWMAN, 1960 ; CHIPMAN et THOMMERET, 1970 ; MASSON et ANCELLIN, 1976).

Cette relation entre la bioaccumulation des métaux dans les concrétions et leur teneur dans le milieu, a été mise en évidence de façon expérimentale. CARMICHAEL et FOWLER (1981) ont montré la bioaccumulation du cadmium par *Argopecten irradians* lorsque les eaux d'élevage étaient contaminées par ce métal. MAURI et ORLANDO (1982) ont constaté que les populations de *Donax trunculus* d'Italie n'ont de concrétions que lorsqu'elles sont en zones polluées.

---

(1) A signaler, que LETELLIER (1887) avait trouvé des calculs atteignant 3,5 mm chez une espèce voisine *Callista chione*.

Cependant, des *Donax* de zone non polluée, dépourvus de concrétions, s'ils sont soumis en laboratoire à une eau enrichie en manganèse, développent en peu de temps des concrétions riches en manganèse. Un phénomène similaire a été décelé pour l'uranium chez la moule (CHASSARD-BOUCHAUD, 1983).

Ainsi, l'analyse chimique des reins (ou de leurs concrétions) chez certaines espèces de Bivalves, peut renseigner sur les variations de l'état molysmologique du milieu marin (DOYLE et al., 1978 ; GEORGE et al., 1980).

Détoxication par excrétion solide

Si l'on définit l'excrétion, non de façon restrictive comme l'élimination des catabolites azotés, mais comme "l'ensemble des mécanismes dont disposent les animaux pour maintenir leur milieu intérieur dans un état compatible avec l'exercice de leurs fonctions vitales" (MARTOJA, 1981b), on constate que les concrétions des Bivalves, qui ne contiennent pas de produits azotés, mais des cations toxiques, apparaissent bien comme des produits d'excrétion.

L'élimination de produits solides démontrée par TURCHINI dès 1923 et confirmée par DOYLE et al. (1978), LOWE et MOORE (1979), PIRIE et GEORGE (1979), CARMICHAEL et FOWLER (1981) représente un moyen de détoxication pour l'animal (BRYAN, 1979 ; SIMKISS et TAYLOR, 1981 ; CHASSARD-BOUCHAUD, 1983). Cette détoxication vis-à-vis des cations nocifs se fait donc en deux temps : d'abord par accumulation sous forme chimique inerte dans les concrétions, ensuite par élimination de ces concrétions. Cependant, certains calculs tels ceux des *Callista* et *Pinna*, peuvent être trop gros pour être éliminés et le rein de ces animaux devient, pour une part au moins, un véritable rein d'accumulation.

Il faut remarquer que seul l'élimination d'une partie au moins des métaux accumulés explique les variations saisonnières des concentrations métalliques dans les reins des Pectinidés, observées par BRYAN (1973).

CONCLUSION

L'analyse bibliographique entreprise a montré l'abondance et l'intérêt des études sur les concrétions minérales rénales chez les Bivalves marins, mais il ne faudrait pas croire qu'il s'agit là d'un phénomène isolé.

D'une part, d'autres organes (glande péricardique, paroi intestinale, manteau, branchies) des Bivalves marins peuvent aussi présenter des concrétions, mais toujours avec moins d'intensité que dans le rein.

D'autre part, ce phénomène semble exister dans presque tous les groupes d'invertébrés (SIMKISS, 1976). La présence d'urates, généralement trouvés dans les sphérocristaux des insectes (BALLAN-DUFRANCAIS et MARTOJA, 1971) semble plutôt caractéristique des espèces terrestres à l'exception des Tuniciers où les concrétions du sac rénal des *Molgulidae* renferment de l'acide urique associé à des cristaux de calcite ou d'oxalate de calcium (SAFFO et LOWENSTAM, 1978). Chez les Mollusques, les déchets puriques n'ont jamais été trouvés dans les sphérocristaux des reins des Bivalves alors qu'ils sont très abondants dans ceux des gastéropodes terrestres (DELAUNAY, 1931 ; BALLAN-DUFRANCAIS et al., 1979) à l'exception de *Pomatias elegans* qui possède un tissu conjonctif localement modifié en "glande à concrétions" où sont accumulés ces déchets (MARTOJA, 1974, 1975 ; BALLAN-DUFRANCAIS et al., 1979).

Dans le milieu marin, l'accumulation très importante de métaux au niveau des sphérocristaux de certains invertébrés les a fait considérer comme des indicateurs potentiels de pollution (WALKER et al., 1975).

Toutefois, autant ces animaux sont très utiles pour une surveillance radiologique où l'on cherche la moindre trace de radioactivité, autant il faut prendre garde au métabolisme de l'animal qui peut accumuler un métal sans pour cela reflèter sa concentration dans le milieu environnant (FOWLER et al., 1981). De plus, les variations saisonnières (BRYAN, 1973 ; COSSA et al., 1980), la forme chimique des métaux présents dans l'eau de mer (ENGEL et al., 1981) et la taille des animaux récoltés (BOYDEN, 1977 ; STRONG et LUOMA, 1981 ; LOBEL et WRIGHT, 1982) peuvent modifier l'accumulation d'un métal dans un organisme. A ces réserves près, on peut considérer que les Bivalves marins ayant des concrétions, peuvent être de bons indicateurs de pollution par les métaux car :

- ils constituent le plus souvent des populations abondantes parfois grégaires ;
- ils vivent relativement longtemps (plus de 3 ans et parfois plus de 10 ans pour les espèces citées) ;
- ils sont sédentaires et donc témoins d'un site précis.

Enfin, on remarquera que chez les Bivalves à gros sphérocristaux à strates concentriques, la coquille n'est plus le seul moyen de retracer l'histoire de l'individu et en particulier de spéculer sur son âge.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos vifs remerciements

- au Professeur R. MARTOJA pour les commentaires très instructifs et les informations complémentaires dont il nous a fait bénéficier.
- le personnel de la Bibliothèque du Musée Océanographique de Monaco pour la patience et l'efficacité dont il a fait preuve devant des références trop concises, imprécises et parfois même fantaisistes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BALLAN-DUFRANCAIS C. et MARTOJA, R., 1971 - Analyse chimique d'inclusions minérales par spectrographie des rayons X et par cytochimie. Application à quelques organes d'insectes orthoptères. *J. Microscopie*, 11 : 219-248.

BALLAN-DUFRANCAIS C., TRUCHET, M. et DHAMELIN-COURT, P., 1979 - Interest of Raman laser microprobe (mole) for identification of purinic concretions in histological sections. *Biol. cellulaire*, 36 : 51-58.

BEUK, S., 1899 - Zur Kenntis der Baues der Niere und der Morphologie von Teredo L. *Arb. Zool. Inst. Univ. Wien.* 11 : 269-288, 3 pl.

BOYDEN, C.R., 1977 - Effect of size upon metal content of shellfish. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 57 : 675-714.

BRYAN, G.W., 1973 - The occurence and seasonal variation of trace metals in the Scallops *Pecten maximus* (L.) and *Chlamys opercularis* (L.). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 53 : 145-166.

BRYAN, G.W., 1979 - Bioaccumulation of marine pollutants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 286 : 483-505.

CARMICHAEL, N.G. et FOWLER, B.A., 1981 - Cadmium accumulation and toxicity in the kidney of the Bay Scallop *Argopecten irradians*. *Marine Biology* 65 : 35-43.

CARMICHAEL, N.G., SQUIBB, K.S., ENGLE, D.G., et FOWLER, B.A., 1980 - Metals in the molluscan kidney : uptake and subcellular distribution of ^{109}Cd, ^{54}Mn and ^{65}Zn by the clam *Mercenaria mercenaria*.

CARMICHAEL, N.G., SQUIBB, K.S., et FOWLER, B.A., 1979 - Metals in the Molluscan kidney : a comparison of two closely related Bivalve species (*Argopecten*) using X-ray microanalysis and atomic absorption spectrocopie. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36 : 1149-1155.

CHASSARD-BOUCHAUD, 1983 - Rôle des lysosomes et des sphérocristaux dans le phénomène de concentration de l'uranium chez la moule *Mytilus edulis* L. Microanalyse par spectrographie des rayons X. *C.R. Acad. Sc. Paris*. 296(3) : 581-586.

COSSA, D., BOURGET, E., POULIOT, D., PIUZE, J. et CHANUT, J.P., 1980 - Geographical and seasonal variations in the relationship between trace metal content and body weight in *Mytilus edulis*. *Mar. biol.*, 58 : 7-14.

CHIPMAN, W., et THOMMERET, J., 1970 - Manganese content and the occurence of the fallout 54 Mn in some marine benthos of the Mediterranean. *Bull. Inst. Oceanogr. Monaco*, 69 : n° 1402, 15 p.

CZIHAK, G., et DIERL, W., 1961 - *Pinna nobilis*. *Fishe-Verlag, Stuttgart*.

DELAUNAY, H., 1931 - L'excrétion azotée des invertébrés. *Biol. rev. & Biol. proc. Cambridge Phil. Soc.*, 6, 3 : 265-301.

DOYLE, L.J., BLAKE, N.J., WOO, C.C. et YEVICH, P., 1978 - Recent biogenic phosphorite : concretions in Mollusk kidneys. *Sciences* 199 : 1431-1433.

ENGEL, D.W., SUNDA, W.G. et FOWLER, B.A., 1981 - Factors affecting trace metal uptake and toxicity to estuarine organisms. I. Environmental parameters. *in* : Biological monitoring of marine pollutants, Vernberg et al. ed. Academic Press. p. 145-163.

FRANC, A., 1980 - Classe Bivalvia ~~: 1845-2164~~/ in *Traité de Zoologie*, P.P. Grassé ed., Vol. 5 (2) : 1845-2331. Masson. Paris.

GEORGE, S.G., et PIRIE, B.J.S., 1979 - The occurence of cadmium in subcellular particles in the kidney of the Cd-exposed marine mussel, *Mytilus edulis* : the use of electron microprobe analysis. *Biochim. Biophys. Acta* 580 : 234-244.

GEORGE, S.G., PIRIE, B.J.S., et COOMBS, T.L., 1980 - Isolation and elemental analysis of metal rich granules from the kidney of the Scallop *Pecten maximus* (L.) *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 42 : 143-156.

GHIRETTI, F., SALVATO, B., CARLUCCI, S. et DE PIERI, R., 1972 - Manganese in *Pinna nobilis*. *Experientia* 28(2) : 232-233.

GRAVE, B.H., 1909a - Anatomy and physiology of the wing-shell *Atrina rigida*. Bull. U.S. Bur. Fisheries 29 : 411-439.

GRAVE, B.H., 1909b - *Pinna seminuda*. Circ. Johns Hopkins Univ. Baltimore Md., 6 : 46-51.

HIGNETTE, M., 1978 - Accumulation de métaux dans les concrétions minérales des reins des Mollusques Lamellibranches. *Actualités de Biochimie marine. Colloque GABIM. La Rochelle* : 195-206.

HIGNETTE, M. 1979 - Composition des concrétions minérales connues dans les reins des deux Mollusques Lamellibranches : *Pinna nobilis* (L.) *Tridacna maxima* (Röding). C.R. Acad. Sc. Paris, 289(D) : 1069-1072.

KELLOG, J.L., 1892 - A contribution to our knowledge of the morphology of Lamellibranchiate Mollusks. *Bull. U.S. Fish. Commission for 1980* : 389-436, Pl. 79-94.

KRUKENBERG, C.F.W., 1879 -Mangan ohne nachweisbare Mengen von Eisen in den Konkretionen aus dem Bojanusschen Organ von *Pinna squamosa. Untersuch.a.d. Physiol.* Inst. Univ. Heildelberg, 2 : 287-289.

KRUKENBERG, C.F., 1880 - Veber Unterschiede der chemischen Bestandtheile von Organen ähnlicher Function bei Vertreitern verschiedemer Thierclassen. *in* / Vergleichend - physiologische Studien. Experimentelle untersuchungen, 1, 2 : 1-36. Heidelberg.

LACAZE- DUTHIERS, H., 1855 - Mémoire sur l'organe de Bojanus des Acéphales Lamellibranches. *Ann. Sc. Nat. Zool.,* 4 : 267-319, Pl. 4-6.

LACAZE-DUTHIERS, H., 1883 - Morphologie des Acéphales. Anatomie de l'Arrosoir (*Aspergillum dichtomum* Reeve). *Arch. Zool. Exp.* 2 : 665-732.

LACAZE-DUTHIERS, H., 1902 - Monographie de *Tridacna elongata* et de *Hippopus*. Arch. Zool. Exp. 3 : 99-212.

LETELLIER, A., 1887) Etude de la fonction urinaire chez les Mollusques Acéphales. *Arch. Zool. Exp. gen.* 2e ser., 5bis suppt. 1-159, 3 pl. H.T.

LOBEL, P.B., et WRIGHT, D.A., 1982 - Relationship between body zinc concentration and allometric growth measurements in the mussel *Mytilus edulis. Mar. biol.,* 66 : 145-150.

LOWE, D.M. et MOORE, M.N., 1979 - The cytochemical distributions of zinc (Zn II) and iron (Fe III) in the common mussel *Mytilus edulis* and their relationship with lysosomes. *J. Mar. biol. Ass. U.K.,* 59 : 851-858.

LOWMAN, F.G., 1960 - Marine biology research in Eniwetok test Site 105-129, *in* : Disposal of radioactive wastes, 18, 2 I.A.E.A. Vienne.

MARCHAL, P., 1890 - L'acide urique et la fonction rénale chez les invertébrés. Mem. Soc. Zool. France 3(1) : 31-87.

MARTOJA, M., 1974 - Remarques sur l'excrétion d'un gastéropode Prosobranche adapté au milieu terrestre, *Pomatias (= Cyclostoma) elegans*. C.R. Acad. Sc. Paris, 278D : 923-926.

MARTOJA, M., 1975 - Le rein de *Pomatias (= Cyclostoma) elegans* (Gastéropode Prosobranche) : données structurales et analytiques. *Ann. Sc. nat. (Zool),* 12, 17 : 535-558.

MARTOJA, R., 1981a - Méthodes actuelles d'identification in situ des produits d'excrétion. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 106(1) : 89-95.

MARTOJA, R., 1981b - Organes excréteurs et excrétion : introduction. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 106(1) : 11-13.

MARTOJA, R., ALIBERT, J., BALLAN-DUFRANCAIS, C., JEANTET, A.Y., LHONORE, D. et TRUCHET, M., 1975 - Microanalyse et écologie. *J; Microscopie Biol. Cell.,* 22 : 441-448.

MASSON,M. et ANCELLIN, J., 1976 - Aspects physiologiques et écologiques des contaminations des mollusques pélécypodes par les radionucleides et autres éléments à l'état de traces. *Haliotis* 7 : 123-130.

MAURI, M., 1980 - Formazione di nefroliti contenenti manganese in *Donax trunculus* L. (Bivalvia). *Mem. Biol. Marina e Oceanogr. Suppl.* 10 : 235-240.

MAURI, M. et ORLANDO, E., 1982 - Experimental study on renal concretions in the wedge shell *Donax trunculus L. J. Exp. Mar. Biol. Ecol.,* 63 : 47-57.

PIRIE, B.J.S., et GEORGE, S.G., 1979 - Ultrastructure of the heart and excretory system of *Mytilus edulis (L.). J. mar. biol. Ass. U.K.,* 59 : 819-829.

POLI, G.S., 1791-1827 - Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatomia. Parmae.

POTTS, W.T., 1967 - Excretion in the Molluscs. *Biol. Rev.,* 42 : 1-41.

SAFFO, M.B., et LOWENSTAM, H.A., 1978 - Calcareous deposits in the renal sac of a Molgulid Tunicate. *Science,* 200 : 1166-1168.

SASSI, M., 1905 - Zur anatomie von *Anomia ephippium*. *Arb. Zool. Inst. Univ. Wien.*, 15(1) : 81-96. 1 pl.

SCHLOSSBERGER, J., 1856 - Konkremente aus den Bojanusschen Organ. *Müllers Arch. f. Anat. U. Physiol.*

SIEBOLD, E.T.V., 1848 - in *Siebold-Stannius, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie*. Veit et C° Berlin.

SIMKISS, K., 1976 - Intracellular and extracellular routes in biomineralization *in* Calcium in biological systems. C.J. Duncan ed. Cambridge university Press. 423-444.

SIMKISS, K., et TAYLOR, M., 1981 - Cellular mechanisms of metal ion detoxification and some new indices of pollution. *Aq. Tox.* 1 : 279-290.

STROHL, J., 1914 - Diese Excretion bei den Mollusken. Hamb. Vergl. Physiol. H. Winterstein, II 2 : 443-607 Fig. 61-107.

STRONG, C.R., et LUOMA, S.N., 1981 - Variations in the correlation of body size with concentrations of Cu and Ag in the Bivalve *Macoma balthica*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38 : 1059-1064.

TIFFANY III, W.J., 1979 - Analysis of renal calculi from a marine mollusc (*Macrocallista nimbosa*). Implications for the study of urolithiasis. *Investigative Urology* 17(2) : 164-165.

TRENCH, R.K., WETHEY, D.S., et PORTER, J.W., 1981 - Observations on the symbiosis with zooxanthellae among the Tridacnidae (Mollusca, Bivalvia). *Biol. Bull.*, 161 : 180-198.

TURCHINI, J., 1923 - Contribution à l'étude de l'histologie comparée de la cellule rénale. L'excrétion urinaire chez les Mollusques. *Arch. Morph. Gen. Exp.*, 18 : 7-253.

WALKER, G., RAINBOW, P.S., FOSTER, P. et CRISP, D.J., 1975 - Barnacles : possible indicators of zinc pollution ? *Mar. biol.* 30 : 57-65.

YONGE, C.M., 1936 - Mode of life, feeding, digestion and symbiosis with zooxanthellae in the Tridacnidae. *Sci. Rep. Gr. Barrier Reef Exped. Brit. Mus (Nat. Hist.)*, 1 : 283-321.

Haliotis, 13, 1983
p. 115 à 122

COMPOSANTS ACCESSOIRES DE L'OPERCULE PROTEIQUE TANNE DE *BUCCINUM UNDATUM* (L.)

par

Michèle GRASSET *, Mathieu POULICEK **, Michel TRUCHET *** et Jean VOVELLE *

* *Laboratoire d'Histologie et Cytologie des Invertébrés Marins Université P. & M. Curie. 12 Rue Cuvier, 75005 PARIS. France*

** *Laboratoire de Morphologie, Systématique et Ecologie animales Université de Liège. Institut Ed. Van Beneden. 22 quai Van Beneden 4020 LIEGE. Belgique*

*** *Laboratoire d'Histophysiologie fondamentale et appliquée ERA 570 CNRS. Université P. & M. Curie. 12 Rue Cuvier, 75005 PARIS. France*

ABSTRACT - ACCESSORY COMPONENTS OF THE TANNED PROTEINACEOUS OPERCULUM IN *BUCCINUM UNDATUM* L.

Previous studies (GRASSET 1970, GRASSET and VOVELLE 1982) stated that the main component of *Buccinum* operculum consists in a tanned protein. In this study, histochemical, biochemical and biophysical techniques (dosage by the chitinase method, spectrophotometry and microanalysis) have been used to test the hypothesis of the discrete participation of chitin and calcic impregnation and to localize Cl and Br ions associated (HUNT and al., 1971-72) to the constitutive tyrosine. The slight content in chitin and its superficial localization suggest an exogenous contribution (presumably by epibionts), an interpretation partly valid for the Ca found in the same sites. The halogens have been found by microanalysis in the apical and basal zones of the cells of the opercular fold as well as in the opercular material.

RESUME

Des travaux antérieurs (GRASSET 1970, GRASSET et VOVELLE 1982) ont assuré que le matériau fondamental de l'opercule de *Buccinum* est une protéine tannée. Les hypothèses anciennes de discrètes participations de la chitine et imprégnation calcique ont été examinées en concurrence avec l'histochimie, par des méthodes biochimiques et biophysiques (dosages par la méthode à la chitinase, et pour Ca par spectrophotométrie, et examen à la microsonde électronique et à l'analyseur ionique), de même que la localisation de Cl et Br associés d'après HUNT et al. (1971-72) à la tyrosine constitutive (microsonde et analyseur). La teneur discrète en chitine et sa localisation superficielle la désignent comme un apport exogène (par des épibiontes), interprétation partiellement valable dans les mêmes sites pour le calcium. Les halogènes sont localisés par l'analyseur dans les zones apicale et basale de cellules du repli operculaire, et dans la matière de l'opercule.

INTRODUCTION

De précédents travaux (GRASSET, 1970 ; GRASSET-VOVELLE, 1982) nous ont montré que l'opercule de *Buccinum undatum* présentait une zone de croissance antérieure, que cette croissance se faisait par apposition de lames de protéines stabilisées par tannage quinonique, que l'épithélium interne (Fig. 1A,10) de la gouttière du repli operculaire antérieur était revêtu d'une pellicule comparable à la "lamelle hyaline" du jeune et que cette pellicule ou lamelle hyaline venait s'apposer périodiquement à la partie externe supérieure du front de croissance de l'opercule (Fig. 1B). Entre autres résultats histochimiques, nous avions relevé l'importance et l'indépendance de la composante tyrosine par rapport aux composés réducteurs phénoliques.

Le présent travail reprend l'étude de l'opercule et du repli operculaire antérieur de *Buccinum* en menant de front des techniques histochimiques, biochimiques et microanalytiques pour lever deux hypothèses anciennes : présence de chitine (KESSEL, 1942) et présence d'une composante calcique (DAKIN, 1912) et aussi pour tenter de localiser la présence de chlore et de brome au niveau du repli operculaire. Ces halogènes ont été révélés par HUNT et al. (1971-72) par voie biochimique comme liés à la tyrosine dans l'opercule du Buccin.

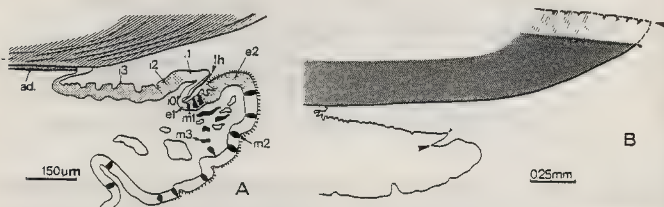


Fig. 1. - Schémas du rebord operculaire antérieur.
A - Repli operculaire antérieur (ad. épithélium adhésif, e: épithélium externe, i: épithélium interne, lh: lamelle hyaline, m: mucocytes).
B - Correspondance linéaire de l'extrémité du front de croissance de l'opercule à l'épithélium sécrétoire supposé déplissé (origine : point d'adhérence, extrémités marquées par les grosses flèches). La couche supérieure de l'opercule (entre 2 flèches) correspond à l'addition de lamelles élaborées dans la gouttière operculaire.

MATERIEL ET METHODES

- Récolte. Les *Buccinum undatum* ont été récoltés par la Station Biologique de Roscoff et conservés dans l'aquarium marin de notre laboratoire.

- Etude histochimique. Sur coupes cryostat ou sur coupes paraffine après fixation par l'alcool formol, le Bouin, le Carnoy et le formol salé.

. Histochimie du Ca - par les méthodes de substitution de Stoeltzner et de chélation selon Kashiwa (1960) au Glyoxal bis (2-hydroxyanil) ou GBHA.

. Histochimie de la tyrosine - par méthode du Millon sulfurique et selon la variante de Glenner et Lillie (1959) (cf. Ganter).

. Histochimie de la chitine - réaction à l'acide périodique-Schiff (APS) et méthode signalétique au Rouge Congo différenciée au carbonate de lithium.

- Etude au microscope à balayage d'opercules de tailles différentes de Buccin fixés au glutaraldéhyde tamponné, suivis d'un lavage dans une solution de saccharose (12 %) tamponnée et postfixés par O_sO_4 à 4 % dans du tampon cacodylate 0,2M. Après déshydratation par l'éthanol, amylacétate et passage au point critique, les pièces ont été métallisées à l'or-palladium et observées au microscope électronique à balayage Siemens (ETEC Autoscan) du Service de Pathologie de l'Université de Liège (Prof. BETZ).

- Etude biochimique de l'opercule.

Dosage de Ca à partir de la solution de décalcification des opercules (solution HCl 0,5N à 4°C pendant 1 nuit) à l'aide d'un spectromètre à absorption atomique Beckman (correction au Lanthane).

Dosage de la chitine du matériel operculaire résiduel décalcifié et séché. Après traitement de ce matériel par une solution NaOH (0,5N à 100°C pendant 6h) suivi de l'action de chitinases purifiées (300 unités néphélométriques/ml) dans un tampon acide-citrique 0,1N-Na_2HPO_4 0,2M pH 5,2 pendant 8h à 37°C, les produits d'hydrolyse récupérés par centrifugation ont été soumis à l'action de chitobiase à 37°C. L'acétylglucosamine libéré a été dosé par la méthode colorimétrique spécifique de Reissig et al. (1955) à l'aide d'un spectrophotomètre Beckman modèle 25.

- Etude microanalytique*

. Microsonde de Castaing. Des coupes paraffine d'opercule non fixé, étalées sur du terphane carboné, séchées et déparaffinées ont été analysées par spectrographie des Rayons X en dispersion de longueur d'onde avec une microsonde CAMECA MS 46 (tension d'accélération 15 kV; courant d'échantillon 40 nA; cristaux KAP et PET).

. Microanalyseur ionique CAMECA SMI 300. Des coupes paraffine (5 µm) de pièces fixées alcool-formol ou formol salé, des coupes semi-fines araldite (2 µm) de pièces fixées alcool-formol, formol salé ou glutaraldéhyde (2 % dans tampon phosphate 0,2M pH 7,2) ainsi que des coupes cryostat (6 µm) de pièces non fixées ont été déposées sur un support de platine puis analysées à l'aide d'un appareil CAMECA SMI 300 (bombardement O_2^+, 7,5 µA; résolution en masse sur les images, $\frac{M}{\Delta M} = 300$; résolution en masse sur les spectres, $\frac{M}{\Delta M} = 300$ ou 2000).

RESULTATS

- CHITINE

La technique au cryostat permettant d'obtenir de meilleures coupes de l'opercule, les réactions à l'APS et au Rouge Congo ont été réalisées sur des coupes au cryostat parallèles du rebord antérieur du disque operculigère. Au niveau du repli épithélial, seuls les mucocytes M1 de l'épithélium externe el de la gouttière sont APS+.

Pour ces deux réactions on note des petites réponses positives seulement sur la face supérieure de l'opercule, de formes et de dispositions irrégulières et s'infiltrant plus ou moins entre les lamelles de cette partie supérieure (Pl. I,a).

Les dosages quantitatifs de la chitine (tableau 1) ont été réalisés sur des lots d'opercules de tailles différentes après nettoyage ou non aux ultra-sons et après décalcification.

Opercules	Matières organiques	Chitine	% $\frac{c}{mo}$
Grande taille (L > 2,1 cm) non nettoyés	367,8 mg	32,39 µg	$8.81.10^{-3}$
Taille moyenne (1,8 < L < 2,1) non nettoyés	871,9 mg	43,49 µg	$4.99.10^{-3}$
Petite taille (L < 1,8) non nettoyés	33,8 mg	non significatif	
Grande taille nettoyés aux ultra-sons	237,0 mg	8.22 µg	$3.47.10^{-3}$

Tableau 1

*Etude effectuée au service commun de Microanalyse de l'Université Paris-Val de Marne (Sc. 27, Faculté de Médecine) avec l'aide du CNRS et de l'INSERM. Nous remercions vivement le Professeur MARTOJA pour sa tutelle obligeante à la Microsonde.

Les valeurs obtenues font ressortir que le pourcentage de chitine par rapport au poids de matière organique augmente avec la taille de l'opercule et que ce pourcentage est en nette diminution sur les opercules de grande taille après nettoyage aux ultra-sons.

Le microscope à balayage donne de la face supérieure d'opercules de moyenne et grande taille (Pl. I,b), des images irrégulières avec de nombreuses aspérités qui laissent reconnaître des épibiontes ou "chasmobiontes", notamment des filaments mycéliens du type de ceux décrits par POULICEK (1981-82) dans la biodégradation des coquilles. Cette face, après nettoyage aux ultra-sons apparaît beaucoup moins chargée, on peut reconnaître des fentes ou cassures en partie vidées de leur contenu.

Rappelons que dans une précédente étude, l'un de nous (POULICEK, 1983) a démontré que si tous les opercules calcifiés de Gastéropodes étaient relativement riches en chitine, les quantités de chitine trouvées dans les opercules cornés étaient négligeables. Chez le Buccin, la localisation superficielle et externe des sites contenant la chitine (APS et Rouge Congo), les faibles pourcentages de chitine augmentant avec la taille de l'opercule et diminuant après nettoyage aux ultra-sons, les images données par le microscope à balayage avant et après nettoyage aux ultra-sons, amènent à considérer que la chitine n'est pas sécrétée par l'épithélium du repli antérieur mais provient probablement d'un apport exogène des épibiontes alors que le contenu des mucocytes M1 (APS^+ seulement) est plutôt impliqué comme support aux enzymes du tannage quinonique comme nous l'avions déjà suggéré (GRASSET, 1970).

- CALCIUM

Les réactions histochimiques effectuées sur coupes cryostat parallèles du rebord antérieur donnent des résultats comparables, bien que plus discrets avec le Stoeltzner.

Au niveau du repli antérieur, on note une réaction légèrement positive des gros mucocytes pédieux M2 et une réaction plus forte des mucocytes profonds M3.

Pour l'opercule, on distingue une couche profonde importante répondant toujours négativement, sauf au niveau des zones jonctionnelles entre les lames adventives, et une couche supérieure, formée par addition de lamelles élaborées dans la gouttière operculaire et appelées alors "lamelles hyalines", présentant une légère coloration (Pl. I,c). De plus on remarque à la surface de cette couche supérieure des sites irréguliers bien colorés, s'infiltrant plus ou moins entre les lamelles et qui correspondraient là aussi, comme le suggèrent toujours les images du microscope à balayage, à un apport exogène sous forme d'épibiontes riches en Ca qui se fixeraient après la formation de l'opercule.

Opercules	Ca^+
Petite taille $1,2 < L < 1,6$ cm nettoyés aux ultra-sons (50 KHz 20 mn)	0,00191 ± 0,00027 meq/mg opercule soit 0,08 µg/mg opercule
Grande taille $2,2 < L < 2,9$ cm nettoyés aux ultra-sons (20 mn)	0,02332 ± 0,00185 meq/mg opercule soit 0,93 µg/mg opercule
Grande taille $2,0 < L < 2,7$ cm non nettoyés	0,04081 ± 0,00234 meq/mg opercule soit 1,63 µg/mg opercule

Tableau 2

Les dosages biochimiques de Ca^{++} des solutions de décalcification des opercules apparaissent dans le tableau 2. Par mg d'opercule, la teneur en Ca est beaucoup plus importante sur les opercules de "grande taille". Un nettoyage aux ultra-sons d'opercules de "grande taille" élimine environ 45 % de la teneur en Ca.

La recherche de Ca à l'aide de la microsonde CAMECA MS 46 sur coupes d'opercules donne des résultats cohérents avec ceux de l'histochimie : résultat nul dans l'importante couche profonde et réponses allant jusqu'à 40 chocs/s dans la couche supérieure de l'opercule.

Le microanalyseur ionique fournit, au niveau du repli antérieur un signal Ca assez important. Un photomontage d'images $^{40}Ca^{+}$ (Pl. I,d) en donne confirmation avec un renforcement au niveau de l'épithélium interne i2-i3 et au niveau des gros mucocytes M2. Dans l'opercule, l'émission Ca est discrète dans la couche supérieure ; en surface, les renforcement observés correspondent à ceux décrits dans les résultats histochimiques (Pl. I,e).

Les sites du calcium en surface de l'opercule (Stoeltzner et GBHA), la diminution de sa teneur après nettoyage aux ultra-sons recoupée par les images fournies par le microscope à balayage et l'analyseur, font admettre la présence d'un Ca exogène. Par contre, la légère coloration au GBHA de la couche supérieure de l'opercule, la teneur en Ca résiduel non négligeable après nettoyage aux ultra-sons, et les images fournies par l'analyseur laissent penser qu'il existerait une fraction Ca d'origine endogène dont le détail du transit demeure encore incertain.

- TYROSINE CHLOREE ET BROMEE

Les réactions de Millon et de Glenner et Lillie effectuées sur des coupes paraffine parallèles donnent des résultats comparables. Dans tous les cas, l'opercule répond positivement et les résultats permettent là encore de reconnaître deux couches : la couche profonde, dense et importante, est rouge-orange vif au Glenner et Lillie et la couche supérieure moins compacte est rouge rosé (Pl. I,f1). La partie apicale des cellules de l'épithélium interne (i2-i3) depuis la zone adhésive de l'opercule jusqu'à la pointe non comprise est très riche en grains de tyrosine (Pl. I,f2).

La microsonde CAMECA MS 46 , sur coupes paraffine d'opercule non fixé, détecte les halogènes Cl et Br révélés par HUNT et al. (1970-71), (Br: 80 c/s ; Cl: 20 c/s).

Les mêmes halogènes sont également identifiés sur des opercules de Buccin très jeune (environ 1 mois, largeur de l'opercule 0,48 mm).

L'analyse par émission ionique permet de caractériser sans ambiguité les halogènes Cl et Br dans l'opercule ; les images ^{35}Cl et ^{81}Br montrent un renforcement d'émission dans la couche profonde (Pl. I,i).

Dans le repli operculaire antérieur, les halogènes n'émettent que sur coupes au cryostat, ce qui indique une extraction par la fixation en phase liquide. L'identification du brome est confirmée par l'analyse en haute résolution à la masse 79^{-} (fig. 2).

Le chlore est localisé dans l'ensemble du tissu, avec un renforcement d'émission dans la basale, le tiers inférieur et la zone apicale des cellules i2 et i3 de l'épithélium interne ainsi que les cellules e1 de l'épithélium externe dans la gouttière (Pl. I,h). Les images Br sont analogues bien que moins contrastées. Les deux halogènes sont également présents dans les mucocytes pédieux M2 (Pl. I,g).

Ces divers résultats suggèrent l'évidence d'un transfert endogène des halogènes associés à la tyrosine dans la matière de l'opercule.

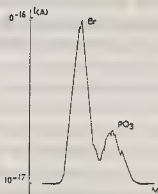


Fig. 2 - Spectre en haute résolution à la masse 79⁻ ($\frac{M}{\Delta M}$= 2000) montrant les ions Br^- et PO_3^- et la prépondérance de l'halogène.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Etant admise l'identification de la matière fondamentale de l'opercule corné de *Buccinum* comme une protéine stabilisée par tannage quinonique, les apports d'éléments ou de composés complémentaires apparaissent de ces nouveaux résultats dans leur diversité d'origine, de dépôt et de signification.

D'après les conclusions de l'étude de POULICEK (1983) sur les opercules de 114 espèces de Gastéropodes, il ressort que la chitine serait complètement absente des opercules cornés simples et n'apparaîtrait que dans la partie minéralisée des opercules calcaires. L'incertitude, soulignée antérieurement par Kessel du cas de *Buccinum* nous a sollicités d'autant plus que d'autres auteurs évoquaient aussi une légère calcification. Nos conclusions, établies par la convergence de techniques histochimiques et biochimiques et confirmées par l'observation au microscope à balayage, font apparaître comme vraisemblable que les traces de chitine détectées proviennent d'épibiontes de la couche supérieure lamelleuse de l'opercule (filaments mycéliens) et qu'une partie du calcium, également exogène, est fixé sur les mêmes structures ou à leur voisinage.

Si une partie du calcium fixé sur l'opercule peut être d'origine endogène, il nous semble admissible qu'il en est de même pour les halogènes (Cl et Br) associés à la protéine constitutive. L'hypothèse de HUNT (1972) qui les a signalés le premier fait la part de l'interprétation inverse ("It seems possible ... that halogenation is a side effect of the tanning process", "the presence of ... oxydases would also be effective in oxidizing chloride and bromide in sea-water to chlorine and bromine, which would then readily substitute on to the tyrosine ring").

L'étude microanalytique nous donne des arguments pour admettre un parcours endogène des deux halogènes, et les lieux de leur transit à travers l'épithélium operculaire interne (mise en évidence dans la région basale et la zone apicale terminale des cellules sécrétrices ; l'histochimie révèle les grains de tyrosine enclavés entre les zones riches en chlore). A quel moment les halogènes se fixent-ils au noyau aromatique de la tyrosine ? Une approche radioautographique à l'échelle ultrastructurale permettrait peut-être de le préciser, mais l'extrême solubilité de ces éléments avant une éventuelle stabilisation corrélative au tannage quinonique rend cette perspective aléatoire. Toutefois, par rapport au modèle "soie de Polychète", chez lequel l'halogénation de la tyrosine impliquée dans le tannage quinonique du cortex met en jeu le couple iode-brome, vraisemblablement d'origine endogène (VOVELLE, GRASSET, TRUCHET, 1983), le modèle "opercule de Buccin" où le chlore intervient à la place de l'iode dans une structure squelettique en situation plus externe représente un point de comparaison du plus grand intérêt.

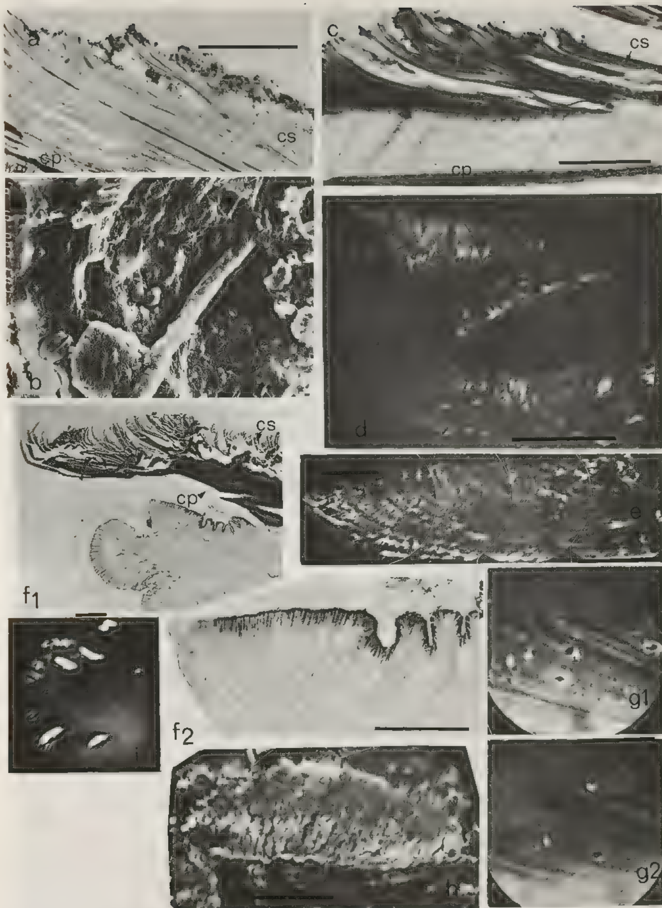


Planche 1 - a: Méthode au rouge congo. b: Microscope à balayage de la face supérieure externe de l'opercule. c: Méthode au GBHA. d, e: Photomontage d'images $^{40}Ca^{+}$ du repli operculaire antérieur et de l'opercule. f: Méthode de Glenner-Lillie (1: rebord operculaire antérieur, 2: épithélium interne). g: Images ^{35}Cl (1) et ^{81}Br (2) de l'opercule. h: Photomontage d'images ^{35}Cl du repli operculaire antérieur. i: Image ^{35}Cl de mucocytes pédieux.
(cp: couche profonde, cs: couche supérieure, e: épithélium externe, i: épithélium interne).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

DAKIN, W.M., 1912 - Buccinum. L.M.B.C. Memoirs, London, Williams and Norgate.

GANTER, P. et JOLLES, G., 1970 - Histochimie normale et pathologique, Gauthier-Villars, Paris.

GRASSET, M., 1970 - Etude embryologique, anatomique et histochimique de la zone pédieuse operculigère chez *Buccinum undatum* (L.) (Gastéropode Prosobranche). Dipl. Hautes Etudes, Paris.

GRASSET, M. et VOVELLE, J., 1982 - Données histochimiques et ultrastructurales sur l'opercule de *Buccinum undatum* (L.) (Mollusca, Gastropoda). *Malacologia,* 22 (1-2): 251-255.

HUNT, S. et BREUER, S.W., 1971 - Isolation of a new naturally occuring halogenated amino acid : Monochloromonobromotyrosine. *Biochimica Biophysica Acta,* 252: 401-404.

HUNT, S., 1972 - Isolation of the new naturally occuring halogenated amino acid monochlorotyrosine from a molluscan scleroprotein. FEBS, Letters 24 (1): 109-112.

HUNT, S. et BREUER, S.W., 1973 - Chlorinated and brominated tyrosine residues in Molluscan scleroprotein. *Biochem. Soc. Trans.,* 215-216.

KESSELL, E., 1942 - Uber Bau und Bildung des Prosobranchier-Deckels. *Z. Morphologie Okologie Tiere,* 38: 197-250.

POULICEK, M., JASPAR-VERSALI, M.F. et GOFFINET, G., 1981 - Etude expérimentale de la dégradation des coquilles de mollusques au niveau des sédiments marins. *Bull. Soc. Roy. Sc.* Liège, 11-12: 513-518.

POULICEK, M., 1982 - Coquilles et autres structures squelettiques des Mollusques. Thèse, Université de Liège.

POULICEK, M., 1983 - Chitin in Gastropod Operculi . *Biochemical Systematics and Ecology,* 11 (1): 47-54.

VOVELLE, J., GRASSET, M. et TRUCHET, M., 1983 - Composés halogénés et éléments minéraux impliqués dans la consolidation des soies chez *Petta pusilla* Malmgren, Polychète Amphictenidae. *Cah. Biol. Mar.,* sous presse.

Haliotis, 13, 1983
p. 123 à 130

BIOMINERALISATION DES DENTS RADULAIRES CHEZ *DENTALIUM DENTALIS* L.

par

Jean VOVELLE et Michèle GRASSET

Laboratoire d'Histologie et Cytologie des Invertébrés marins
Université P. et M. Curie, 12 rue Cuvier - 75005 PARIS France

ABSTRACT - BIOMINERALIZATION OF RADULAR TEETH IN THE *DENTALIUM DENTALIS* L. (MOLLUSCA SCAPHOPODA).

The composition of the radular teeth of *Dentalium dentalis* from Banyuls was established by histochemical and histoenzymological ways (in section and *in toto*), proved by histophysical means (electron microprobe and ion microanalyzer). The stages of intervention of the quinone-tanning and biomineralization processes were established in their correlation. In contradiction with previous data, silica does not occur in significant amount, but iron (Fe^{++} and Fe^{+++}) is superimposed, in the distal third part of the ribbon, to the early and major calcic impregnation. The mineral appears not to be a carbonate, the amount of phosphorus is important and the sites of calcium (in connection with baryum) are peripheral to the tooth (copper is present in the internal part). Phenoloxydases undergo in tanning process. *Dentalium entalis* radula appears to be constructed on the same pattern.

RESUME

La composition des dents radulaires de *Dentalium dentalis* provenant de Banyuls a été précisée par des méthodes histochimiques et histoenzymologiques pratiquées sur coupes et *in toto*, et confirmées par des examens biophysiques (microsonde électronique, analyseur ionique). Les séquences d'intervention des processus de tannage quinonique et de biominéralisation sur trame chitineuse ont été établies dans leur intervention corrélative. En contradiction avec les données des auteurs, la silice n'intervient pas significativement, mais du fer, ferrique et ferreux, se surajoute dans le dernier tiers du ruban à l'imprégnation calcique prioritaire et précoce. Le minéral n'est pas sous forme de carbonate, la teneur en phosphore est importante, et la localisation du calcium (associé au baryum) dans la dent est périphérique. Du cuivre est présent dans leur partie interne. Des phénolases interviennent dans le tannage. La radula de *Dentalium entalis* révèle des caractéristiques voisines.

INTRODUCTION

Le durcissement des dents radulaires des Mollusques a fait l'objet de nombreux travaux qui privilégient le rôle du dépôt d'un biominéral (cf. surtout SOLLAS, 1907) sans écarter, chez les animaux peu minéralisés, l'intervention de scléroprotéines. Les résultats établis, d'abord chez les Gastéropodes et les Polyplacophores, peuvent donner l'impression d'une diversité de solutions dans l'imprégnation minérale : présence ou non de silice, associée ou non à du fer (magnétite ou non), participation fréquente du calcium, qui peut être seul présent, et du phosphore. Une étude récente des dents du Patellidae *Patina pellucida* (VOVELLE et GRASSET, 1981) a permis de reconnaître, en plus d'un processus de sclérotisation classique, l'intervention séquencée d'un dépôt d'oxyde de fer et de silice, finalement associés, mais laissant place localement à une zone riche en calcium et en phosphore. L'exemple comparatif du Dentale nous sollicite dans la mesure où les données de la littérature désignent sa radula comme calcifiée : GABE et PRENANT (1950) détectent par l'histochimie le dépôt précoce du calcium à partir de l'épithélium supérieur de la gaine sans identifier d'autre composante miné-

rale, alors que JONES et al. (1935) dans une analyse plus sommaire, avaient seulement exclu la présence du fer et reconnu la silice à l'état de traces. A côté du biominéral désigné, nous avons voulu confirmer sur cet exemple l'intervention d'un tannage quinonique dont la composante enzymatique n'a encore été reconnue comme une phénolase que chez une seule espèce *(Patina)*. Nos résultats représentant une première approche, l'étude cytologique et cytochimique fine ayant été entravée par l'altération quasi générale des parties molles des animaux, dûe à un parasite (Haplosporidies, ARVY, 1950). Dans leur nouveauté, ils ont paru toutefois mériter cette mise au point.

MATERIEL ET METHODES

- Récolte. De nombreux individus de *Dentalium dentalis* L. ont été récoltés en 1981 et 1982 en baie de Banyuls et fournis par le Laboratoire Arago. On les a comparés à quelques *Dentalium entalis* L. récoltés à la Kristineberg Marinbiologiska Station (Suède).

- Etude morphologique. Au microscope électronique à balayage sur l'appareil Jeol JMS 35 du Laboratoire d'Anatomie comparée de l'Université de Paris VII. Radulas fixées à l'alcool, desséchées sans passage au point critique, métallisées à l'or-palladium.

- Microscopie optique. - Fixation aux Bouin, Alcool-Formol, Formol salé, inclusions à la paraffine, coupes à 7 µm pour l'anatomie microscopique et l'histochimie. La plupart des examens histochimiques ont été répétés, à l'instar de Runham et Ducros, sur radulas *in toto*.

- Techniques topographiques - sur coupes à la paraffine, coloration à l'Azan; sur coupes semi-fines non désaralditées, coloration au Bleu de Toluidine.

- Techniques histochimiques et histoenzymologiques selon les protocoles classiques :

. Trame polysaccharidique. - Polysaccharides : Méthode à l'Acide Periodique Schiff, hématoxyline, picroindigocarmin. Signalétique de la chitine : Méthode au Rouge Congo différencié au carbonate de lithium. Sur pièces *in toto* cette coloration peut être suivie par les réactions au Bleu de Prusse, au Catéchol ou à la DOPA, au Vert Malachite.

. Eléments du tannage quinonique.-Composés phénoliques ou réducteurs : Réaction argentaffine. Réaction chromaffine. Réaction au Vert Malachite signalétique des protéines aromatiques. Polyphénoloxydases : incubation au Catéchol (1h30) ou à la DOPA (3h) *in toto* après fixation au formol salé. Contrôle par inhibition simultanée au Diethyldithiocarbamate à 0,1 %.

. Eléments minéraux. - Fer ferrique : Méthode de Perls au ferrocyanure. Fer ferreux : Méthode au Bleu de Turnbull. Fer total : Méthode de Quincke au sulfure d'ammonium. Méthode de Tirmann et Schmelzer au sulfure d'ammonium-ferricyanure. Calcium : Méthodes de substitution de Stoeltzner et Von Kossa, détection simultanée fer-calcium. Méthodes aux laques (Alizarine) et de chélation (Rhodizonate, GBHA). Cuivre : Méthode à l'acide rubéanhydrique.

- Microanalyse. *Coupes voisines de celles utilisées pour l'histochimie, fixées à l'alcool-formol, et éventuellement coupes semi-fines de pièces fixées à la glutaraldéhyde seule et non désaralditées.

- Microsonde de Castaing - Les coupes étalées sur terphane carboné, séchées et déparaffinées, ont été analysées par spectrographie en dispersion de longueur d'onde avec une

* *Etude effectuée au Service commun de Microanalyse de l'Université Paris Val de Marne (Sc 27, Faculté de Médecine) avec l'aide du CNRS et de l'INSERM. Nous remercions vivement le Professeur MARTOJA, à la Microsonde, et M. TRUCHET, à l'Analyseur, pour leur tutelle obligeante.*

microsonde CAMECA MS 46 dans les conditions suivantes : tension d'accélération 30 kV; intensité de la sonde, 50 nA; cristaux P.E.T. pour le calcium, le fer, KAP pour le phosphore, diamètre de sonde 1 µm environ.

- Microanalyseur ionique - Coupes étalées sur or poli ou sur platine, déparaffinées et séchées. Examen sur appareil CAMECA SMI 300 : bombardement O_2^+ (7,5 µA environ) ; diaphragme de contraste de la lentille à émission : 200 µm; résolution sur l'image: 1 µm environ. Champ observé de 250 µm de diamètre, champ de mesure: 60 µm de diamètre. Tension objet : 4,5 kV; tension convertisseur: 42 kV.

RESULTATS

- Rappels anatomiques. Conformément à la description classique de Lacaze-Duthiers (1856), l'appareil radulaire de *Dentalium dentalis* (longueur moyenne 1,2 mm) comporte pour chaque rangée une dent médiane impaire, et de chaque côté une dent intermédiaire (crochet saillant) et une latérale (en plaque rectangulaire). On compte 16 rangées en moyenne (de 14 à 18 selon la taille), les 8 plus âgées étalées sur une membrane sous-radulaire, après une forte cambrure dissociant les dents intermédiaires qui, plus jeunes s'engrènent en quinconce à la façon d'une fermeture éclair (Pl. I, a,b).

- Données structurales. D'après l'examen des coupes semi et ultra-fines, un environnement cellulaire provenant de l'épithélium supérieur de la gaine est présent, sinon actif, au moins jusqu'à la 4e rangée de dents, à l'état résiduel plus loin. La dent intermédiaire à maturité, enracinée en cupule dans la membrane radulaire, présente un collet cylindrique étranglé, une région médullaire et une pointe chromophobe que les fractures de la coupe désignent comme très dense (Pl. I, j).

- Résultats de l'examen histochimique et de la microanalyse (les méthodes histochimiques ont été principalement pratiquées *in toto*).

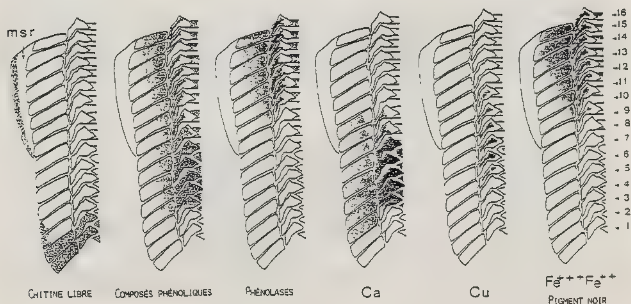


Fig. 1. - Localisation des principaux composants détectables.

Composants organiques de la dent. Sur coupes à la paraffine, un changement brutal de coloration par les méthodes topographiques (du bleu au rouge à l'Azan) intervient dès la 3e ou 4e rangée de dents, en corrélation avec la perte de réactivité à l'APS et au Rouge Congo de tout le matériel polysaccharidique identifiable comme chitine libre (id. *in toto*). Ce masquage tient-il au dépôt minéral ou à l'association de la protéine tannable, comme déjà GABE et PRENANT en avaient suggéré l'alternative, RUNHAM arbitrant pour la deuxième explication ? Il s'agit en tout cas d'une maturation très rapide. Les réactions chromaffine et argentaffine, positives en masse surtout sur les dents intermédiaires 4-5-6, se poursuivent sur les sites du fer à partir de la 9e rangée. Malgré les réserves imposées par leur superposition rigoureuse avec les zones de dépôt calcique, en raison de l'éventualité de réaction de substitution, on peut admettre qu'elles détectent la présence de substances réductrices à radicaux phénols en rapport avec un tannage. La réaction signalétique au vert malachite présente une réponse positive dans la seule région terminale 9-16. L'incubation dans le Catéchol ou la DOPA pour mettre en évidence une phénolase en rapport avec le tannage donne des résultats positifs sur la région terminale (rangées 9-16), également vulnérables à la critique, au moins pour le catéchol lorsqu'on sait les possibilités de combinaison de ce dernier avec les composés du fer pour donner des produits pigmentés. Le recours à l'innibiteur spécifique Diethyldithiocarbamate atténue dans les deux cas suffisamment la réponse pour que la présence de l'oxydase puisse être admise.

Composants minéraux de la dent. Le calcium apparaît le premier avec une précocité déjà signalée par GABE et PRENANT (rangées 3 à 5 et 7). Les réactions aux métaux lourds et à l'alizarine sont les plus intenses, étant entendu qu'on doit rendre au fer les sites positifs terminaux colorés par le sulfure de fer ou la laque ferrique d'Alizarine. La spécificité plus grande des techniques au rhodizonate et au GBHA permet un diagnostic formel au niveau des seules dents jeunes. L'analyseur ionique souligne la présence corrélative du baryum avec le calcium.

Le fer est détecté sur les sites pigmentés de noir des dents les plus âgées (9e à 16e rangée). Si le fer ferrique et le fer ferreux sont révélés avec une intensité équivalente par les Bleus de Prusse et de Turnbull, le démasquage par le sulfure d'ammonium n'accroit pas sensiblement la réponse, comme il le fait pour les dents à maturité de *Patina* (dont la goethite est piégée dans l'opale, argument en faveur de l'absence de silice chez *Dentalium*). La sensibilité des méthodes histochimiques de détection du fer est soulignée par la réponse modeste de l'élément à la microsonde (100 à 300 chocs, croissant de la 10e à la 16e dent, alors que *Patina* peut atteindre 4000 chocs/s).

Le recours prioritaire aux méthodes de substitution explique probablement que GABE et PRENANT soient passés à côté de la présence de fer. On peut se demander si la succession du Ca au Fe se fait par substitution ou par adjonction, locale ou générale. La méthode de détection simultanée du fer et du calcium précise que le calcium subsiste, plus localisé, dans les dernières rangées,en fonction du dépôt du fer. L'analyse à la microsonde indique par ailleurs que si la réponse du fer est croissante jusqu'à l'extrémité, celle du calcium décroît à partir du 10e-11e rang. L'analyseur ionique confirme bien sur coupe la situation périphérique du calcium. On note que la pratique sur coupe de la réaction de Perls révèle l'apparition du fer plus précocement que sur pièces *in toto*.

Le phosphore, détecté en quantité notable par la microanalyse (jusqu'à 200 chocs à la microsonde contre 400 chez *Patina*), vulnérable à certains fixateurs (glutaraldéhyde), semble en corrélation avec l'abondance du fer, mais il peut être impliqué dans le dépôt des deux

biominéraux. La traitement de radulas entières par des acides forts n'entraîne pas de dégagement gazeux indiquant la présence de carbonate.

Signalé par sa présence sur coupes à la microsonde (25 chocs), le cuivre réagit légèrement à l'acide rubéanhydrique (dents intermédiaires 5 à 10) et sa localisation médullaire est confirmée à l'analyseur (Pl. I,i). Sa réponse discrète, sans commune mesure avec certaines bio-accumulations de Gastéropodes marins (BOUQUIGNAU et MARTOJA, 1982), le confine peut-être à un rôle constitutif banal, on rappelle toutefois qu'il intervient dans la consolidation des mâchoires de Glyceridae (BRYAN et al., 1980).

Nous avons été sollicités, par comparaison avec les Patellidae, de rechercher de la silice dans la pointe chromophobe, transparente, inaltérable et cassante des dents intermédiaires terminales. La microanalyse exclut sa présence autrement qu'en traces (même sur des dents à maturité analysées *in toto* à la microsonde, avec ou sans traitement successif à la potasse et à l'acide chlorhydrique). Il faut ainsi reconnaître le bien fondé de l'hypothèse de GABE et PRENANT qui voient dans l'"acquisition d'un aspect vitreux au terme ultime de l'évolution des dents" l'effet d'"une densification de scléroprotéines', dont nous supposons qu'elle est en rapport avec le tannage achevé.

L'examen pour comparaison de *Dentalium entalis* par l'histochimie et la microsonde révèle chez cette plus grosse espèce une minéralisation identique à celle de *D.dentalis*, mais plus importante (Ca maximum : 240 chocs/s contre 120, Fe : 500 chocs/s contre 300).

CONCLUSIONS

Contrairement à GABE et PRENANT (1958) qui évoquent une alternative dans la biominéralisation des dents radulaires par le fer ou le calcium (cas du Dentale), nous avons démontré chez deux espèces de *Dentalium* la coexistence d'un processus terminal de dépôt ferrique et ferreux avec une imprégnation plus précoce par un sel de calcium (phosphate ?). Même si cette coopération des deux métaux se fait dans des proportions inverses de celles reconnues chez les Patellidae, où le fer est prioritaire, elle évoque une lecture plus unitaire du durcissement des radulas de Mollusques par minéralisation. Il en va de même pour le tannage probable de la scléroprotéine par une phénolase, hypothèse non retenue par RUNHAM (1961) et DUCROS (1967) mais déjà établie chez *Patina*.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARVY, L., 1950 - Présentation de documents relatifs à l'ovogenèse chez le Dentale et à deux parasites de ce Scaphopode : *Cercaria Prenanti* n.sp et *Haplosporidium Dentali* n. sp.. *Bull. Soc. Zool.*, 74 (4-5): 292-294.

DUCROS, C., 1967 - Contribution à l'étude du tannage de la radula chez les Gastéropodes. *Ann. Histochim.*, 12: 243-272.

GABE, M., et PRENANT, M., 1950 - Recherches sur la gaine radulaire des Mollusques. I. La gaine radulaire de *Dentalium entalis*. *Arch. Zool. exp. gén.*, 86 (7): 487-498.

GABE, M., et PRENANT, M., 1958 - Particularités histochimiques de l'appareil radulaire chez quelques Mollusques. *Ann. Histochim.*, 3 (2): 95-112.

GIBBS, P.E., et BRYAN, G.W., 1980 - Copper - the major metal component of Glycerid Polychaete jaws. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 60: 205-214.

JONES, E.I., McCANCE, R.A., et SCHACKLETON, L.R.B., 1935 - The role of iron and silica in the structure of the radula teeth of certain marine molluscs. *J. exp. Biol.*, 12: 59.

LACAZE-DUTHIERS, H. de, 1856 - Histoire de l'organisation et du développement du Dentale. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 6: 225-281.

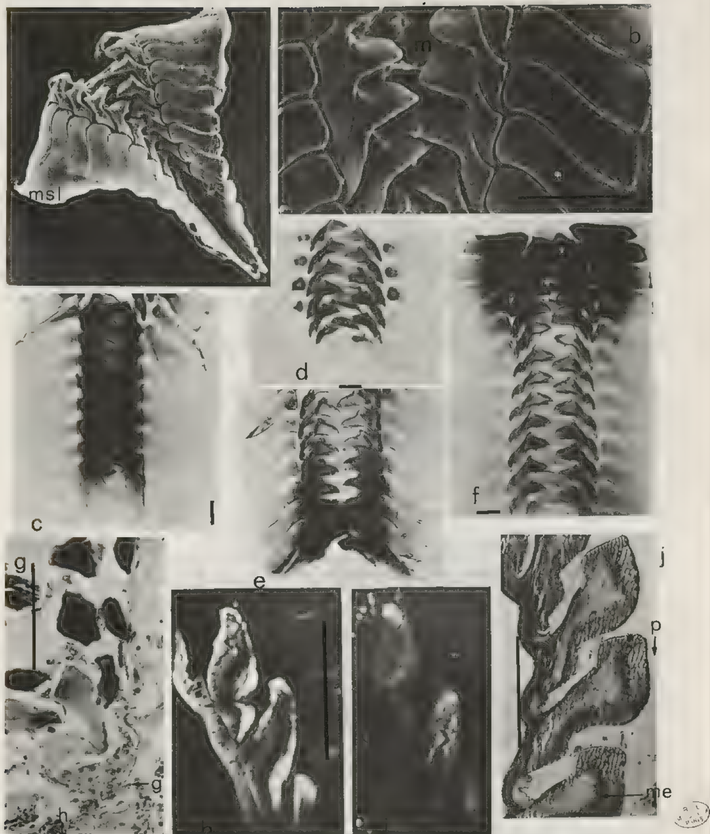
MARTOJA, M., et BOUQUEGNEAU, J.M., 1982 - La teneur en cuivre et son degré de complexation chez quatre Gastéropodes marins. Données sur le cadmium et le zinc. *Oceanol. acta*, 5 (2): 219-228.

RUNHAM, N.W., 1961 - The histochemistry of the radula of *Patella vulgata*. *Quart. J. micr. sc.*, 102: 371-380.

RUNHAM, N.W., THORNTON, P.R., SHAW, D.A., et WAYTE, R.C., 1969 - The mineralization and hardness of the radular teeth of the limpet *Patella vulgata* L.. *Z. Zellforsch.*, 99: 608-626.

SOLLAS, I., 1907 - The molluscan radula : its chemical composition and some points in its development. *Quart. J. micr. sc.*, 51: 115-136.

VOVELLE, J., et GRASSET, M., 1981 - Séquences de la biominéralisation et du tannage dans la radula de *Patina pellucida* (Linné), Prosobranche Patellidae. *Haliotis*, 11: 229-240.



Pl. 1 a et b: morphologie de la radula au microscope à balayage. c,d,e,f: réaction *in toto*, chromaffine, de Von Kossa, au Rouge Congo, de Perls. g: réaction de Perls sur coupe à la paraffine. h,i: Ca et Cu à l'Analyseur ionique sur coupe semi-fine. j: coupe semi-fine de dent à maturité. Echelle 100 µm.

Légendes - c: collet, g: zone génératrice, h: Haplosporidies, i: dent intermédiaire, l: dent latérale, m: dent médiane, me: région médullaire, msr: membrane sous-radulaire, p: pointe.

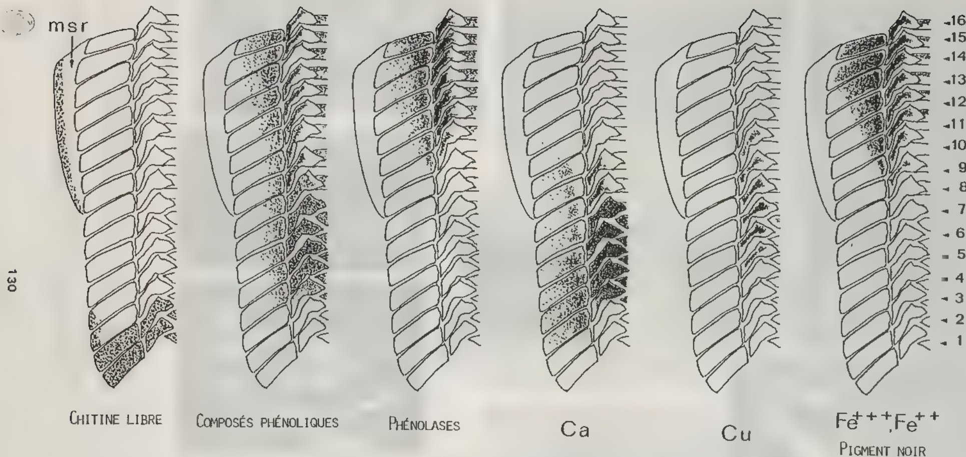


Fig. 1. - Localisation des principaux composants détectables.

Pl. 1. a et b : morphologie de la radula au microscope à balayage. c,d,e,f : réactions *in toto*, chromaffine, de Von Kossa, au Rouge Congo, de Perls. g : réaction de Perls sur coupe à paraffine. h, i : Ca et Cu à l'Analyseur ionique sur coupe semi-fine. j : coupe semi-fine de dent à maturité. Echelle 100 µm. Légendes : c : collet, g : zone génératrice, h : Haplosporidies, i : dent intermédiaire, l : dent latérale, m : dent médiane, me : région médulaire, msr : membrane sous-radulaire, p : pointe.

Haliotis, 13, 1983
p. 131 à 141

OBSERVATIONS SUR LES MODALITES DE MISE EN PLACE DE LA COUCHE PRISMATIQUE DU TEST DE *PINNA nobilis* L. PAR L'ETUDE DES CARACTERISTIQUES DE LA PHASE MINERALE.

par

Jean Pierre CUIF, Alain DENIS, Annick RAGUIDEAU

Laboratoire de Pétrologie Sédimentaire et Paléontologie
Université PARIS XI - ORSAY, 91405 ORSAY CEDEX, Bât.504

RESUME : Depuis le milieu du 19ème siècle, les prismes des *Pinna* constituent la structure de référence des "prismes simples", pour les divers systèmes de classification fondés sur l'étude microscopique des tests.

L'étude ci-dessous récapitule une série de recherches visant à mettre en évidence les caractéristiques fines de la phase minérale de ces composants microstructuraux, des premiers stades de leur mise en place jusqu'au passage à la couche nacrée.

L'action protéolytique des oxydants classiques, des solutions enzymatiques ou encore de cultures bactériennes, permet de montrer l'existence de plusieurs niveaux d'organisation. Il devient alors évident que le comportement optiquement monocristallin de ces prismes (un des aspects essentiels de leur "simplicité"), masque une structure complexe dont l'analyse est susceptible de fournir des indications sur le fonctionnement de l'épithélium palléal.

ABSTRACT : OBSERVATIONS ON THE SETTING MODALITIES OF THE SHELL PRISMATIC LAYER OF *PINNA NOBILIS* L., FROM THE STUDY OF THE CHARACTERISTICS OF THE MINERAL PHASE.

Since the middle of the 19th century, the prisms of *Pinna* have constituted the basic reference for the type "simple prisms" which have been used in different classifications of the molluscan shells. This contribution summarizes the results of experiments made in order to obtain data concerning the ultrastructure of the mineral phase, from the initial stages as far as the formation of the nacreous layer.

Using either proteolytic action of classical oxydizing agents, or enzymatic solutions and also action of bacterial cultures, the existence of different organizational levels is demonstrated.

Thus, it becomes clear that the monocrystalline optical properties of the prisms (one of the main features of their "simplicity"), masks a more complex structure, which is to take in account for informations regarding the functionnement of the palleal epithelium.

-:-:-:-:-:-

ORIENTATION DE RECHERCHE : Une connaissance plus précise de l'organisation de la phase minérale dans les tests de Mollusques.

Parmi les innombrables travaux qu'ont suscité les divers aspects du phénomène "biominéralisation", le nombre de ceux qui se sont attachés à préciser nos connaissances sur l'organisation de la phase minérale apparaît relativement réduit. La raison d'être d'un tel état de chose est évidemment d'ordre technique. Demeuré longtemps le seul moyen d'observation des structures minéralisées, le microscope optique polarisant est très insuffisant, tant en résolution qu'en grandissement, pour une analyse précise de ce type de matériel, c'est à dire l'établissement des relations entre phases organiques et minérales. L'avènement de la microscopie électronique à transmission n'a pas suscité dans ce domaine le développement de recherches comparables à celles qui ont complètement renouvelé notre représentation des structures cellulaires, pour des raisons de même ordre, mais relatives aux difficultés de préparation.

De ce fait, nous manquons des bases nécessaires pour le développement des analyses fondées sur la structure des tests :

- amélioration des schémas utilisant les caractères structuraux comme indices d'affinités aussi bien chez les formes actuelles que chez les fossiles, après prise en compte de l'influence des processus diagénétiques ;
- et, dans cet ordre d'idées (relations avec les phénomènes sédimentologiques), meilleure appréciation des conditions de fossilisation (paléoécologie), ou de l'importance réelle de la fraction biogène dans les sédiments carbonatés.

A propos du prisme des *Pinna*, un des matériels les plus classiques dans ce secteur de recherches, et sur lequel les premières observations ont été réalisées dès les années 1850, cette étude récapitule les moyens mis en oeuvre et les résultats obtenus du point de vue de l'analyse de la phase minérale dans un composant qui est encore présenté comme la référence du "prisme simple".

MATERIEL ET METHODE :

Dans ce genre de recherche, le domaine d'observation couvert par la microscopie électronique à balayage ne peut être convenablement exploité que par la réalisation de préparations spécifiques, détruisant l'une ou l'autre des phases composant les tests, faute de quoi les structures étudiées paraissent homogènes (1). La technique la mieux adaptée à cette préparation, pour l'observation de la phase minérale, s'est avérée être l'utilisation d'enzymes dont les conditions d'activité permettent de se tenir dans les zones de stabilité maximale des carbonates (2).

Par ailleurs, en préalable à une étude des modalités de fossilisation des diverses catégories de composants microstructuraux, nous avons également utilisé l'action de milieux bactériens dont les souches ont été isolées à partir de la flore présente dans le milieu de vie (ou d'évolution diagénétique) des structures étudiées (3).

Dans la première phase de cette recherche, il est évidemment nécessaire de disposer de matériel en parfait état, ce qui nous a conduit à rechercher l'accès à des peuplements actuels, se développant dans des conditions bien connues. L'insertion de ce travail dans le programme Poseidon, nous a ainsi permis de réaliser l'étude des prismes des *Pinna* à partir des faunes du Parc National sous-marin de Port-Cros. Les documents présentés ici proviennent pour la plupart de fragments de tests prélevés en plongée à la bordure palléale de *Pinna nobilis* L., et immédiatement congelés à la glace carbonique. L'examen des stades les plus précoces de la minéralisation montre qu'à l'échelle des observations réalisées pour ce travail, le matériel n'a pas subi de dégradation appréciable*.

LES TROIS PHASES DE DEVELOPPEMENT DES PRISMES DE *PINNA nobilis* L.

Dans son rôle de référence pour les "prismes simples", le prisme des *Pinna* est classiquement décrit comme un empilement de disques minéraux polygonaux, séparés par de fines couches organiques, à l'intérieur d'une épaisse gaine organique continue. Aux données complémentaires portant sur l'organisation des prismes ainsi décrits, il convient d'ajouter celles qui ont été acquises sur deux périodes, sans doute extrêmement brèves, mais vraisemblablement importantes également : les tous premiers stades et les modalités de passage à la nacre.

1° La phase juvénile :

L'examen de la bordure distale des lames de croissance permet de constater que la formation des gaines périprismatiques précède la minéralisation (Pl. I, fig. 1). La délimitation des espaces polygonaux à l'intérieur desquels va s'opérer le dépôt carbonaté est très rapidement complétée, en tant que processus préalable à la minéralisation elle-même, par la formation d'un nodule central, bien visible de l'extérieur à travers le voile périostracal (Pl. I, fig. 3).

L'observation des faces de croissance des prismes montre que cet élément central ne se minéralise pas, et que cette absence de minéralisation est également observable dans des plans radiaires allant de ce nodule central aux parois internes des gaines périprismatiques (Pl. I, fig. 5).

---

* Les auteurs expriment leur plus vive gratitude aux plongeurs du Parc National de Port-Cros et aux membres du "Groupe *Pinna*" (Dir. N. VICENTE), tout particulièrement à Mr J.C. MORETEAU, à qui sont dûs bon nombre des échantillons étudiés.

A ce stade, l'espace interne des prismes est donc subdivisé en secteurs triangulaires. Cette disposition est évidemment à rapprocher de celle que les recherches récentes (4) ont mis en évidence dans les tablettes de nacre. En outre, cette observation sur la priorité des gaines organiques est en accord avec les résultats obtenus en coupe longitudinale (sur *Pinctada radiata*).

Ches les *Pinna* étudiées, ce stade "minéralisation incomplète" est extrêmement transitoire puisque chez un élément en position légèrement plus interne, comptant environ une trentaine de cycles élémentaires de minéralisation, il est déjà disparu et les faces de croissance ont pris leur aspect ordinaire.

2° Mise en évidence d'une organisation longitudinale des prismes :

Dans sa représentation classique, le prisme des *Pinna* est conçu comme le résultat de l'empilement de disques minéraux distincts. Une telle représentation est tout à fait insuffisante pour expliquer une autre particularité très apparente en lumière polarisée transmise : le comportement optiquement monocristallin et l'individualité cristallographique de chacun des prismes composant les tests. Ceux-ci présentent en effet des particularités d'extinction qui vont se conserver, identiques à elles-mêmes, durant toute la durée du développement "vertical" du prisme. Cette constance dans les caractéristiques cristallographiques, associée à la différence entre prismes adjacents, est d'autant plus frappante qu'elle doit s'expliquer en même temps que le parfait synchronisme des cycles de minéralisation, se développant sur toute la zone de croissance du test. Il est donc évident qu'il faut rechercher un support structural à cette individualité cristallographique, celui-ci ne pouvant consister qu'en une disposition régulière et constante du matériel organique à partir duquel va se dérouler le processus de minéralisation.

Un premier indice de l'existence d'une structure verticale dans le prisme des *Pinna* a été obtenu par des expériences de protéolyse enzymatique utilisant la trypsine, de telle sorte qu'une partie du matériel organique reliant les granules élémentaires subsiste (Pl. I, fig. 8, D.E.A. Bouchard, inéd.).

Ultérieurement, des préparations de prismes immergés dans des cultures bactériennes, ont révélé des structures verticales de façon beaucoup plus précises. Ainsi, (Pl. I, fig. 1 à 4), apparaît très clairement l'individualité de chaque prisme du point de vue morphologique.

Sur les faces latérales, on constate en effet le développement d'une série de crêtes parallèles (Pl. II, fig. 1 et 2), dont l'observation plus précise, au niveau des réductions de la minéralisation (probablement les stries de croissances majeures), montre bien qu'elles constituent l'aboutissement de plans parallèles. L'orientation de ces plans demeure constante dans chaque prisme tout au long de son développement, et est différente d'un prisme à l'autre. Ces caractères, observés ici du point de vue morphologique, correspondent exactement aux particularités cristallographiques des composants microstructuraux étudiés.

Sur les faces de croissance, l'existence de ces plans structuraux internes se manifeste par la présence de crêtes parallèles (Pl. II, fig. 4 et 5). On doit noter à leur sujet :

- que ces crêtes sont toutes parallèles entre elles. Ceci n'est pas contradictoire avec une orientation différente des plans dont elles sont l'aboutissement, dans les deux autres directions de l'espace ;
- que ces crêtes, observées sur les faces de croissance, sont parallèles pour tous les prismes, à la bordure palléale.

Pour confirmer la présence et le caractère fondamental de ces structures longitudinales à l'intérieur des prismes, elles ont été recherchées en réalisant des surfaces polies traitées avec une préparation décalcifiante et fixatrice du matériel organique (techn. H. Mutvei).

Les figures obtenues (Pl. II, fig. 7 et 8), montrent bien que cette disposition en plans parallèles constants dans chaque prisme et se développant à travers les limites des cycles de minéralisation successifs, concerne le matériel organique lui-même.

On peut donc concevoir que c'est sur la base de cette constance dans la mise en place du matériel organique que se trouve réalisée l'uniformité de l'orientation cristallographique des granules carbonatés, dont la cohérence des axes de biréfrigence donne à chacun des prismes ses axes cristallographiques particuliers et permanents.

3° Le passage à la nacre :

Chez les *Pinna*, le faible développement de la couche nacrée limite beaucoup l'importance de ce secteur d'observation : la plus grande partie de l'épithélium palléal conserve sans changement son rythme et ses modalités de fonctionnement. Dans la région umbonale, par contre, les premières manifestations du changement de microstructure consiste en une disparition soudaine des gaines périprismatiques. On peut ainsi observer, entre les prismes et la nacre (Pl. III, fig. 1 et 2) une couche indifférenciée dans laquelle la zonation horizontale demeure visible (après attaque enzymatique, Pl. III, fig. 3 et 4), mais où aucune enveloppe ne vient définir d'unité microstructurale. Cette zone est particulièrement importante chez *Pinna nobilis*. A titre de comparaison, les figures 7 et 8 de la planche III montrent le même phénomène chez la Trigonie actuelle (*Neotrigonia margaritacea*). Le phénomène y est beaucoup plus bref, et seuls quelques groupes de microcristaux non organisés marquent le passage de la couche prismatique à la couche nacrée (5).

D'une façon générale, on sait que celle-ci est formée de tablettes qui, loin d'être des cristaux simples, sont édifiés par des éléments granulaires disposés en rangées parallèles. Ceci s'observe très bien chez la *Pinna*, après attaque enzymatique (Pl. III, fig. 5 et 6). Il n'y a donc pas de changement fondamental de minéralisation par rapport au prisme, du point de vue du processus général. Le changement minéralogique (passage de la calcite à l'aragonite) n'est pas manifesté par des modifications appréciables sur le plan du matériel organique interne.

Au niveau d'organisation supérieur, chaque tablette est optiquement monocristalline, mais il n'y a plus continuité entre les tablettes successivement mises en place par une région donnée de l'épithélium palléal. De ce point de vue donc, la différence avec la structure prismatique est manifeste.

CONCLUSION : Remarques sur la notion de liquide extra-palléal.

Il apparaît donc que les prismes des *Pinna* ont une organisation longitudinale extrêmement précise, assurant à chacun d'eux une individualité permanente. Pour mieux comprendre les modalités de formation des caractéristiques morphologiques mises en évidence ici, il conviendrait de rechercher si le réseau organique qui en est le support résulte du développement continu d'un motif initial mis en place lors de la phase juvénile (l'organisation interne de chaque prisme étant alors indépendante des cellules de l'épithélium palléal), ou si, au contraire, cette organisation est guidée par des caractéristiques communes des groupes cellulaires définis, dans l'épithélium palléal, par le contact des gaines péripris-matiques. Dans cette hypothèse, les structures protéiques des réseaux intraprismatiques seraient produites à travers les membranes cellulaires, selon un processus peut-être analogue à celui qui est observé chez les Spongiaires lors de la formation des fibres de collagène (6). Le cas échéant, ceci conduirait évidemment à un réexamen de la notion de "fluide extra-palléal" conçu comme une substance fondamentale ("ground substance") dépourvue initialement de toute organisation.

-:-:-:-:-:-:-

TRAVAUX CITES

(1) CUIF J.P., DENIS A. et GASPARD D. (1981) - Recherche d'une méthode d'analyse ultra-structurale des tests carbonatés d'Invertébrés. *Bull. Soc. Géol. France*,9, XXIII, 5, 525-534.

(2) KELLER J.P. (1981) - Le dégagement du matériel minéral des tests d'Invertébrés (Bivalves) par protéolyse enzymatique de la trame organique. *Géobios*, 14, 2, 269-273.

(3) CUIF J.P. et RAGUIDEAU A. (1982) - Observations sur l'origine de l'individualité cristal-lographique des prismes de *Pinna nobilis* L. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 295, II, 415-418, 27 septembre 1982.

(4) MUTVEI H. (1980) - The nacreous layer in molluscan shells. *In* Omori M. et Watabe N. (Eds) Proc. 3rd. Intern. Biomin. Symp., p. 49-56, 1980, Tokai Univ. Press, Tokyo 160, Japon.

(5) BEN MLIH A. (1983) - Organisation de la phase carbonatée dans les prismes de *Neotrigonia margaritacea* Lmk., *C.R. Acad. Sci. Paris*, 296, II, 585-590, 21 févr. 83, 1pl. H.T.

(6) GARONNE R. (1969) - Collagène, spongine et squelette minéral chez l'éponge *Haliclona rosea* (O.S.), Démosponge, Haploscléride. *J. Microscopie*, 8, 581-598.

LEGENDES DES FIGURES PLANCHE I.

Fig. 1 : Face interne de la dernière lamelle de croissance, à sa bordure distale. Formation des gaines avant le début de la minéralisation (observable ici au bas du cliché). G : 300x.

Fig. 2 : Lamelle de croissance, vue par sa face interne, à la fin du stade juvénile. G : 200x.

Fig. 3 : Lamelle de croissance distale, en vue externe. Notez l'élément central, au milieu de chaque prisme. G : 280x.

Fig. 4 : Lamelle de croissance en vue externe, après destruction de la phase organique. Cavités correspondant aux nodules centraux, développement concentrique de la minéralisation dans ses premiers stades. G : 600x.

Fig. 5 : Aspect rayonné d'un prisme en phase juvénile. Plans radiaires dans lesquels la minéralisation semble réduite ou absente. G : 600x.

Fig. 6 : Vue d'un prisme en face de croissance. Observez sur les faces latérales le grand nombre des cycles élémentaires de minéralisation. G : 1800x.

Fig. 7 : Régularité de la mise en place du squelette entre chacune de ces stries de croissance mineures, la cohérence de l'orientation cristallographique des granules élémentaires est maintenue. G : 600x.

Fig. 8 : Après attaque par la trypsine, une striation longitudinale apparaît, premier indice d'une organisation "verticale" du prisme. G: 6000x.

LEGENDES DES FIGURES DE LA PLANCHE II

Fig. 1 : Aspect des prismes après séjour dans une culture bactérienne. Les crêtes des faces latérales sont bien visibles, d'orientations distinctes pour chacune d'elles. G : 300x.

Fig. 2 : Même résultat après destruction des gaines périprismatiques à l'hypochlorite de sodium et attaque de la structure carbonatée par un décalcifiant (sol. H. Mutvei). G: 300x.

Fig. 3 : Un prisme au niveau d'une constriction : observez la continuité des crêtes entre les deux secteurs et leur présence sur les plans obliques. G : 1.200x.

Fig. 4 : Même région. Les plans parallèles constituant le prisme sont bien observables. G : 3.100x.

Fig. 5 et 6 : Faces internes des prismes après légère attaque à l'hypochlorite. Notez le parallèlisme des crêtes d'un prisme à l'autre (toutes sont parallèles au bord palléal). G : 4 : 300x - G : 5 : 1.000x.

Fig. 7 : Aspect d'une surface polie longitudinale après action d'une solution décalcifiante et fixatrice (sol. H. Mutvei). Les plans parallèles observés précédemment constituent bien la totalité des structures internes du prisme. G : 520x.

Fig. 8 : Grandissement du réseau organique interne : l'organisation longitudinale apparaît clairement superposée à la striation de croissance. G : 7.500x.

LEGENDES DES FIGURES DE LA PLANCHE III

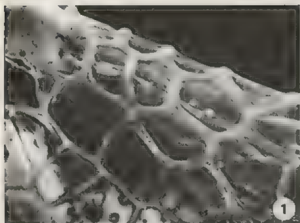
Fig. 1 et 2 : Passage à la nacre. Disparition des gaines périprismatiques, formation d'une zone indifférenciée du point de vue microstructural. G : 1 : 150x - 2 : 350x.

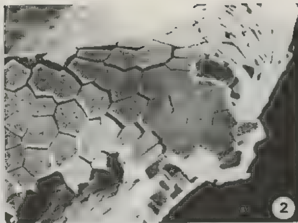
Fig. 3 et 4 : Après attaque enzymatique, cette région intermédiaire présente une zonation identique à celle des prismes. G : 3.800x et 5.700x.

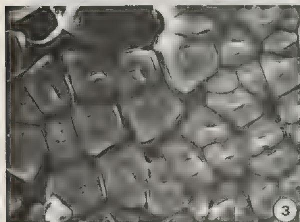
Fig. 5 et 6 ; Phase minérale de la nacre de *Pinna nobilis*. Les granules élémentaires sont disposés en plans parallèles. G : 5 : 6.500x et 6 : 13.500x.

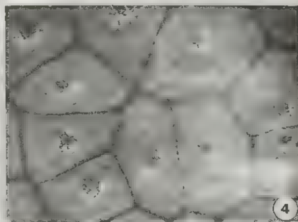
Fig. 7 et 8 : Prismes et nacre chez *Neotrigonia margaritacea*. G : 1200 et 10.000x.

-:-:-:-:-:-:-

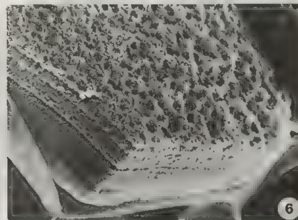

1

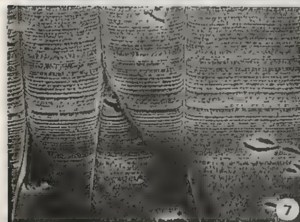

2

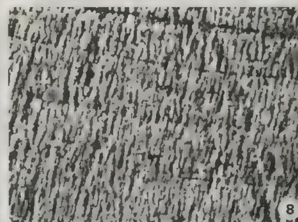

3


4

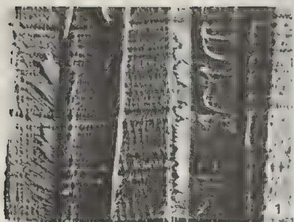
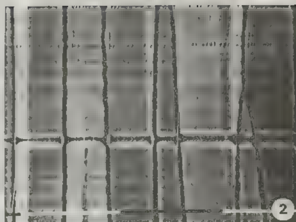

5

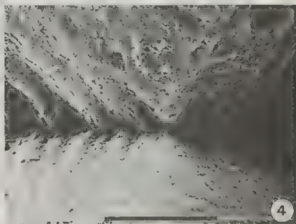
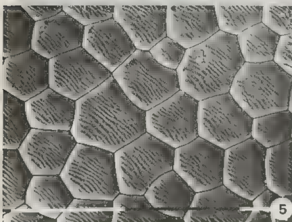
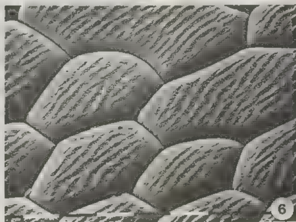
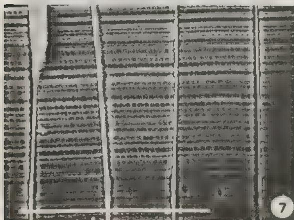
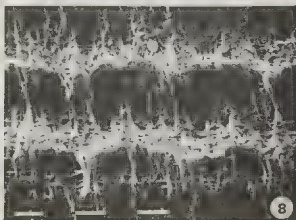

6

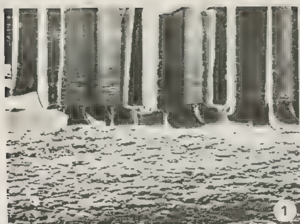
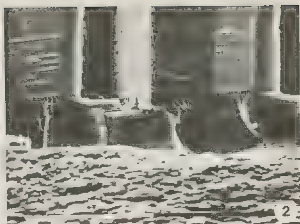
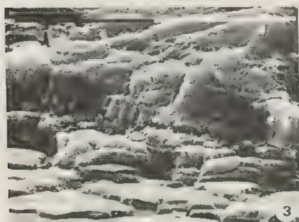
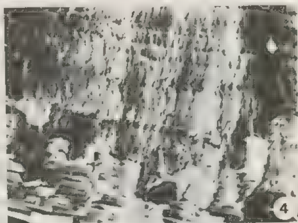
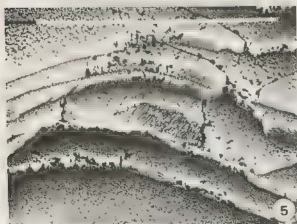
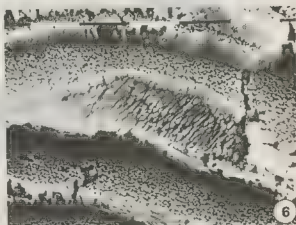

7

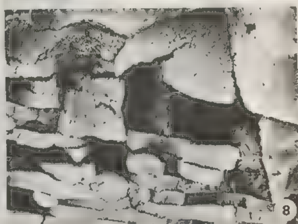

8



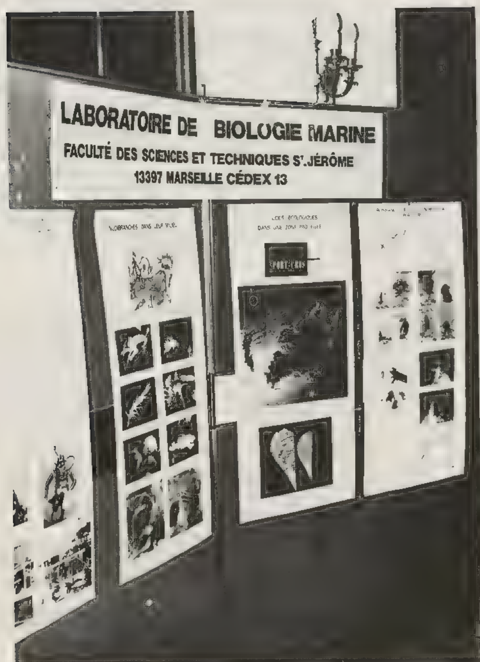

1

2

3

4

5

6

7

8


1

2

3

4

5

6

7

8

POSTERS


LABORATOIRE DE BIOLOGIE MARINE
FACULTÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES S'.JÉRÔME
13397 MARSEILLE CÉDEX 13

Haliotis, 13, 1983
p. 145 à 154

ORIGEN DE IBERUS GUALTIERIANUS. MODELO EVOLUTIVO

por

LOPEZ-ALCANTARA,A.*; RIVAS,P.*; ALONSO,M.R.** e IBAÑEZ,M.**.

* Departamento de Paleontología, Univ. Granada. España
** Departamento de Zoología, Univ. La Laguna. Canarias. España

"Key words": Helicidae, Iberus, Ontogeny, Evolution.

ABSTRACT

ORIGIN OF IBERUS GUALTIERIANUS. EVOLUTIVE MODEL

The study of I. **gualtierianus** in the southeast part of Spain shows that there exist two differenciated ecotypes: I. g. ecotype gualtierianus and I. g. ecotype alonensis. The first lives only in karstic regions while the second appears in a less degradated mediterranean environment with soil development.

The ecotype **gualtierianus** is found only in three reduced and hightly isolated areas between which suppodsedly no actual or historical connections exist. The intermediated regions are occuped by the ecotype alonenesis.

By the study of the ontogenetic development of size and shape of both ecotypes is concluded that the ecotype gualtierianus derived from the ecotype alonenesis by a desviation process.

The biogeography, ecology and fossil occurrence of both ecotypes allow us to suppose that the ecotype gualtierianus appear iterativaly from the ecotype alonensis. Then a iterative desviation may be the evolutive model for the origin of this forms. Paedomorphosis but not desviation have been more frequently quoted associated to iterative processes.

RESUME

L'étude d'I. **gualtierianus** en Andalousie Orientale a permis de reconnaître deux écotypes extrêmes dans l'espèce, qui correspondent aux morphotypes d'I. **gualtierianus** et I. alonenesis.

Le premier a un habitat lié aux milieux karstiques avec faible développement de sols, tandis que le deuxième est beaucoup plus généraliste et se trouve en milieux méditerranéens dégradés avec développement de sol sur substratum généralment marneux ou marno-calcaires.

L'écotype **gualtierianus** se trouve dans trois localités avec une extension réduite et très séparées entre elles, tandis que l'écotype alonensis est très éntendu et vit dans les zones intermédiaires entre ces localités. La possibilité de migration entre les zones de distribution de l'écotype gualtierianus est presque nulle aussi bien actuellement que dans le passé.

A travers l'étude du développement ontogénétique de la dimension et de la forme de ces deux écotypes on a pu établir que la morphologie gualtierianus dérive des formes de l'écotype alonensis par un processus de déviation.

La biogéographie, l'écologie et l'enregistrement fossile de ces deux écotypes nous fait supposer que I. g. écotype gualtierianus dérive itérativement de I. g. écotype alonensis. Pour tout cela, on invoque un processus évolutif de Déviation itérative pour explique l'origine de l'écotype gualtierianus.

Dans des formes similaires il semble que la pédomorphose itérative est un processus plus fréquent.

INTRODUCCION

Desde antiguo es conocida la existencia, en la región de Andalucía Oriental, de las formas de gasterópodos pulmonados del género Iberus y en especial de la de I. gualtierianus (LINNEO, 1758) e I. alonensis (FERUSSAC, 1820), formas consideradas, próximas desde el punto de vista filogenético, a pesar de presentar una morfología tan diferente.

En los últimos años se han realizado estudios de detalle sobre estos dos taxones, con dos directrices diferentes. Por un lado GARCIA SAN NICOLAS (1957) hace un estudio de las principales formas de este género y describe, concretamente dentro del grupo de las formas de I. gualtierianus e I. alonensis, varias subespecies y un gran número de formas, morfotipos y/o variedades, utilizando para su reconocimiento los caracteres de la concha, que presentan una gran variabilidad.

De otra parte, COBOS (1979), supone la existencia de una variabilidad continua entre las morfologías típicas y extremas de ambos taxones, lo que le lleva a considerarlos como una única especie, con varias subespecies, dos de las cuales agruparían a los taxones antes indicados, que se corresponderían con las morfologías más frecuentes.

Posteriormente, LOPEZ-ALCANTARA y cols. (1983) y ALONSO y cols. (1983) establecen, a partir de un estudio biométrico y biogeográfico, la existencia de continuidad entre todas las formas de dicho grupo y las incluyen en una sola especie con dos ecotipos extremos: ecotipo gualtierianus y ecotipo alonensis.

Ambos ecotipos, poseen el genital característico de los helícidos, con escasa variabilidad entre las diversas formas; sin embargo, la concha presenta un alto grado de variabilidad, que afecta a la mayoría de los caracteres. El ecotipo gualtierianus tiene una concha aplastada, con carena muy desarrollada y ornamentación muy patente, mientras que el ecotipo alonensis tiene la concha redondeada y una ornamentación poco desarrollada (Fig. 1).

Existen estudios equivalentes realizados sobre gasterópodos terrestres de otros puntos del mundo, que presentan ejemplos de adaptación similares a los aquí estudiados (BARTOLOME, 1982 y GOULD, 1969). Concretamente GOULD, en su estudio de relación ontogenia-filogenia, evidencia que las formas Poecilozonites zonatus bermudensis, con morfología equivalente a la de I. gualtierianus aquí considerada, evoluciona iterativamente a lo largo del Cuaternario, dando lugar a formas carenadas a partir de las no carenadas por un proceso de pedomorfosis, toda vez que las segundas presentan carena en sus estadios juveniles.

METODOLOGIA Y MUESTREO

El estudio de la evolución ontogenética de I. gualtierianus se ha realizado sobre cuarenta ejemplares, que se han desmontado y medido cada media vuelta de espira, aunque algunas de las observaciones, en especial las referentes a la variabilidad de la ornamentación, están también respaldadas por las observaciones de un estudio mucho más amplio (LOPEZ-ALCANTARA y cols. 1983).

Dado que el objetivo fundamental era establecer el comportamiento de la forma en la ontogenia de los dos ecotipos y su comparación, se considera que el número de ejemplares estudiados es suficiente, ya que existen observaciones anteriores sobre unos dos mil individuos.

Las muestras provienen de cuatro puntos diferentes (Fig. 2): tres correspondientes al ecotipo gualtierianus (Sierra Elvira, Sierra de Jaén y Sierra de Gádor), ampliamente separadas en el espacio, y la cuarta correspondiente al ecotipo alonenesis tomada en el valle de Lecrín (Granada), donde también se han encontrado fósiles de este ecotipo y que intencionadamente se eligió alejada de las localidades típicas del ecotipo gualtierianus, para evitar al máximo la posibilidad de que su morfología se viese influida por los intercambios genéticos, que existen entre ambos ecotipos en las zonas periféricas de las areas ocupadas por el ecotipo gualtierianus y que dan lugar a formas con conchas con caracteres intermedios entre ambos.

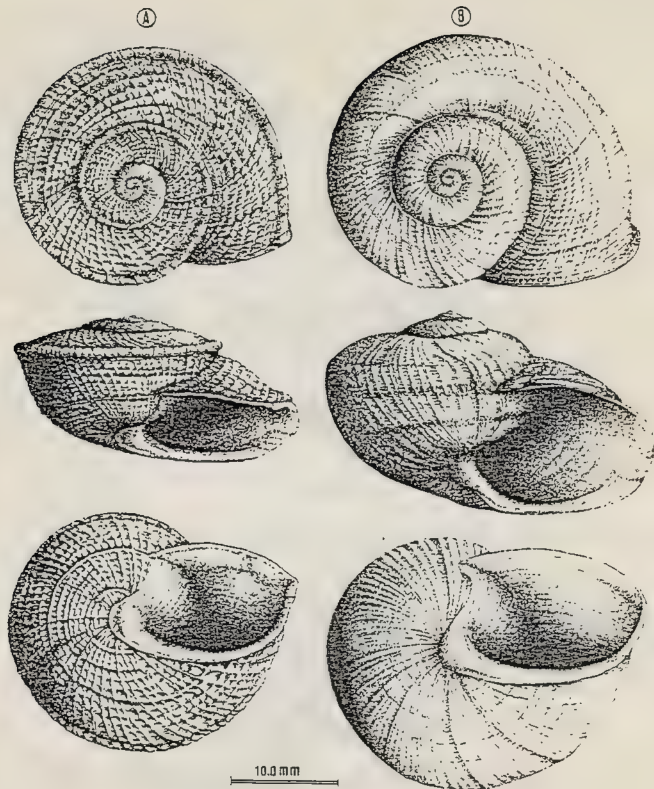


Fig. 1: Morfología adulta de Iberus gualtierianus

A: Ecotipo gualtierianus
B: Ecotipo alonensis



Fig. 2: Area de distribución del ecotipo gualtierianus (1: Sierra de Jaén; 2: Sierra Elvira; 3: Sierra de Gador). 4: Localización de la muestra del ecotipo alonensis.

Las medidas realizadas (Fig. 3) se han tomado cada media vuelta de espira, considerando cada una de ellas como correspondientes a un estadio de crecimiento. Los estadios de crecimiento de los dos ecotipos (gualtierianus y alonensis) se consideran equivalentes en cuanto a edad, dado que la etapa adulta la alcanzan ambos a los dos años y que el número de vueltas de espira es practicamente el mismo (LOPEZ-ALCANTARA y cols. 1983). Esto nos lleva a considerar "estandarizada" cualquier comparación entre las etapas ontogenéticas aqui consideradas.

La comparación entre las muestras de los diferentes ecotipos se han establecido a partir de las relaciones que se indican en la Tabla I, para las que se han realizado:

1º Nubes de puntos para cada uno de los parametros o indices en relación a las etapas de crecimiento.

2º Lineas de comportamiento ontogenético de los parámetros, obtenidas uniendo las medias de los valores de cada una de las etapas ontogenéticas.

3º Curva de regresión geométrica de tipo $y=a.x^b$, cuando esta presentaba alguna significación. Dicha curva se ha realizado de forma independiente, para los tres primeros estadios y la forma completa.

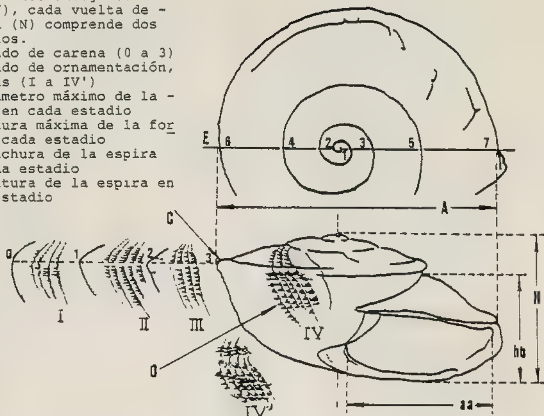
4º Aunque los resultados gráficos eran de por sí altamente significativos, se han hecho test de homogeneidad de las muestras, tanto para las formas completas, incluida la etapa adulta, como para los tres primeros estadios, en el caso de las curvas de regresión (RENZI y MARTINELL 1979); y estadio a estadio para las medias y varianzas de cada uno de ellos.

Tabla I: Relaciones entre parámetros estudiados, con expresión de su significado (para la interpretación de los simbolos ver Fig. 3): N,A/H; A,H; N,aa/hb; aa,hb; N,A+H; A/H,A+H; N,O y N,C.

A/H	: Forma general
N,A/H	: Evolución ontogenética de la forma general
aa/hb	: Forma de la espira
N,aa/hb	: Evolución ontogenética de la forma de la espira
A+H	: Indice de tamaño
N,A+H	: Evolución ontogenética del tamaño
A/H,A+H	: Relación forma-tamaño
N,O	: Evolución ontogenética de la ornamentación (estrias)
N,C	: Evolución ontogenética de la carena

Fig.3: Parámetros utilizados:

- . E: estadios ontogenéticos (1 a 7), cada vuelta de - espira (N) comprende dos estadios.
- . C: grado de carena (0 a 3)
- . O: grado de ornamentación, estrias (I a IV')
- . A: diámetro máximo de la - forma en cada estadio
- . H: altura máxima de la forma en cada estadio
- . aa: anchura de la espira en cada estadio
- . hb: altura de la espira en cada estadio



RESULTADOS

En las figuras siguientes (Figs. 4 a 10) se representan las gráficas de las distribuciones antes indicadas. Los resultados del test de homogeneidad estan reflejados en las tablas de la Tabla II, que corresponde a la comparación de las medias y varianzas de cada uno de los estadios. La comparación de las curvas de regresión para los tres primeros estadios indica que los resultados no difieren significativamente.

Como ilustración de las anteriores gráficas y tablas se representa un ejemplar de cada ecotipo, desmontado, que muestra al ejemplar en cada estadio (Fig. 11). A pesar de que existan diferencias significativas, aunque muy pequeñas, entre el comportamiento de algunos estadios de los ecotipos gualtierianus y alonensis hay que tener en cuenta que la variabilidad de estas formas es muy grande y en este caso la muestra es relativamente pequeña para poder expresarla completamente (LOPEZ-ALCANTARA y cols. 1983).

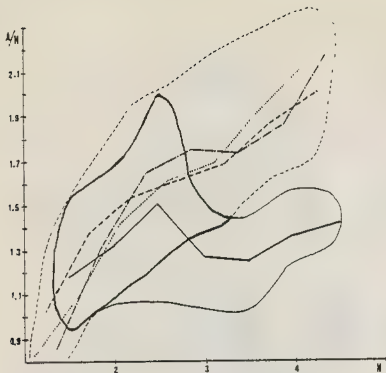
Tabla II: Test de homogeneidad para medias y varianzas

A/H	Estadios	1	2	3	4	5	6	7
alonensis y gualtierianus	(Granada)	ND	ND	ND	SD	SD	SD	SD
alonensis y gualtierianus	(Jaén)	SD	ND	ND	SD	SD	SD	SD
alonensis y gualtierianus	(Almería)	SD	ND	ND	SD	SD	SD	SD
aa/hb								
alonensis y gualtierianus	(Granada)	ND*	ND*	SD*	ND*	SD	SD	SD
alonensis y gualtierianus	(Jaén)	ND*	SD*	ND*	ND	ND	SD	SD
alonensis y gualtierianus	(Almería)	SD*	ND	ND*	ND	SD	SD	SD

Test de homogeneidad para las curvas de regresión geométrica

	Estadios	1 a 3	4 a 7
A/H	alonensis y gualtierianus (Granada, Jaén y Almeria)	N D	S D
A/H, A+H	alonensis y gualtierianus (Granada, Jaén y Almería)	N D	S D

ND= No difieren significativamente; SD= Si difieren significativamente
*= 99% de fiabilidad



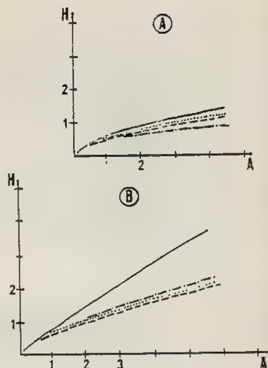
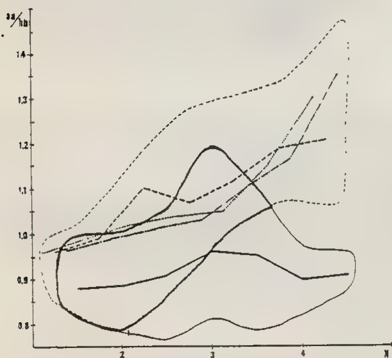


Fig. 4: Variación ontogenética de la forma general

Fig. 5: Regresión geométrica de la forma general



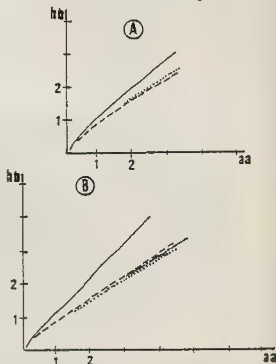


Fig. 6: Variación ontogenética de la forma de la espira.

Fig. 7: Variación geométrica de ls forma de la espira

Las lineas (Fig. 4 y 6) unen los valores medios para cada estadio:

——————— ecotipo alonensis
- - - - - - - - - ecotipo gualtierianus de Sierra Elvira
.... ecotipo gualtierianus de Sierra de Jaén
—·—·—·— ecotipo gualtierianus de Sierra de Gador
zona de coincidencia

Para las Figs. 5 y 7; A: Para los tres primeros estadios
B: Para la forma completa

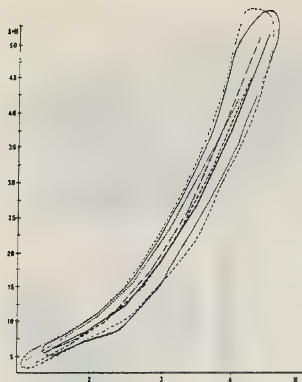


Fig. 8: Variación ontogenética del tamaño

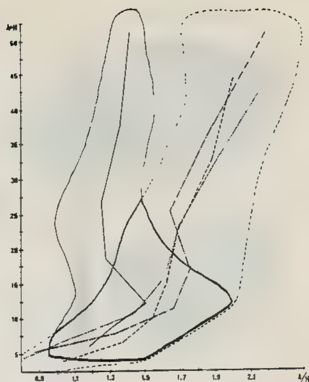
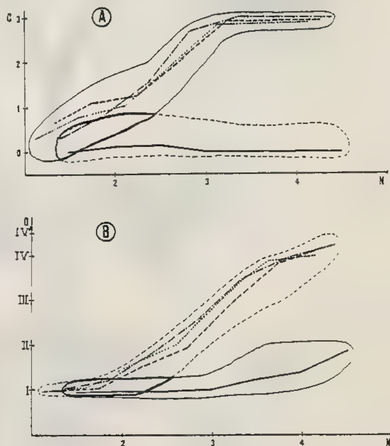


Fig. 9: Relación tamaño-forma



Las lineas (Fig. 8,9 y 10) unen los valores medios para cada estadio:

ecotipo alonensis

ecotipo gualtierianus de Sierra Elvira

ecotipo gualtierianus de Sierra de Jaén

ecotipo gualtierianus de Sierra de Gador

zona de coincidencia

Fig. 10: Variación ontogenética de la ornamentación. A: de la carena B: de la estriación.

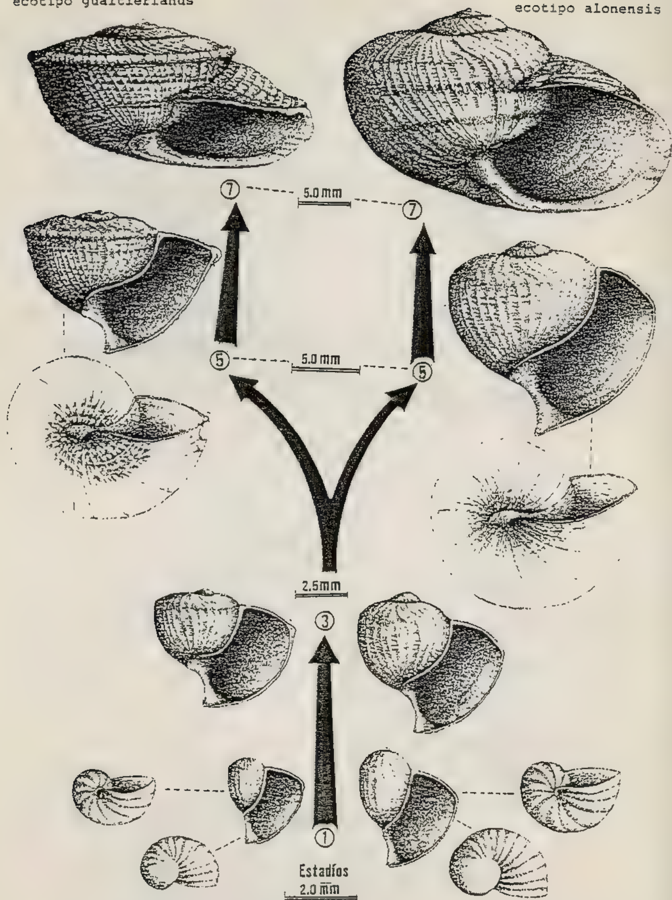
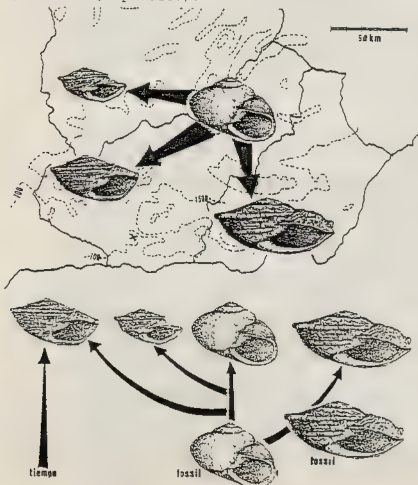


Fig. 12: Morfología de la concha a lo largo de la ontogenia

DISCUSION

El ecotipo alonensis presenta una amplia distribución en la región, con poblaciones extensas y numerosas, comunicadas entre sí y con unos requerimientos ecológicos (LOPEZ-ALCANTARA y cols. 1983) relativamente amplios. De este ecotipo, se conocen formas fósiles del Cuaternario en múltiples puntos de la región, de difícil datación precisa y con una distribución no muy diferente al área de ocupación regional actual de dicho ecotipo, al menos en sus límites. El ecotipo gualtierianus, por el contrario, presenta unos requerimientos ecológicos muy concretos (LOPEZ-ALCANTARA y cols. 1983) y en general se puede decir que esta ligado al medio kárstico con escaso desarrollo de suelo. Las poblaciones de este ecotipo son pequeñas y estan ampliamente separadas entre si. Los estudios realizados hasta la fecha, parecen confirmarnos que su distribución espacial es practicamente equivalente a islas, dado que en las zonas intermedias no hay condiciones continuas favorables para el desarrollo de dicho ecotipo; de igual forma, parecen sostener la hipótesis de que las tres poblaciones estudiadas, no han tenido comunicación en ningún momento de su historia.

La geología de las Cordilleras Béticas tiene un carácter y un desarrollo paleogeográfico, que hacen practicamente imposible la existencia de medios continuos con condiciones favorables al desarrollo del ecotipo gualtierianus desde el Mioceno a la actualidad; por tanto, su distribución "disjunta" actual no parece que pueda deberse a una reducción de un area de ocupación más amplia durante el Cuaternario. Por otra parte, los restos fósiles de este ecotipo son muy escasos y se encuentran en areas igualmente separadas :Sierra de Gador (COBOS, 1979) y zona costera de la Serrania de Ronda (ORUETA, 1917). Por todo esto, se puede considerar a las tres poblaciones estudiadas del ecotipo gualtierianus, como convergencias ecológicas iterativas. Esta hipótesis no parece, como por otro lado, artificiosa, dado que son frecuentes las morfologias carenadas dentro de los helícidos como adaptación a medios análogos (BARTOLOME, op. cit.).



Por otra parte, la extensión, características morfológicas y grado de variabilidad de cada una de sus tres poblaciones (LOPEZ-ALCANTARA y cols. 1983), así como la presencia de fósiles, en solo una de las localidades, nos lleva a pensar que el origen de las tres poblaciones estudiadas es heterocrónico.

El estudio comparativo entre el desarrollo ontogenético de ambos ecotipos, muestra una homogeneidad en la forma de ambos para los tres primeros estadios, en los que presenta un desarrollo alometrico equivalente en cuanto a la morfología de la concha. La ornamentación (carena y estrias), también presenta características similares en los dos primeros estadios y no llega a ser característica diferencial hasta el tercero.

Fig.12: Origen espacial y temporal del ecotipo -- gualtierianus a partir del ecotipo alonensis.

Todo lo anterior apunta hacia la idea de que el ecotipo **gualtierianus** deriva por una evolución iterativa (Fig. 12) al menos tres veces (y muy posiblemente cinco, si se tienen en cuenta los yacimientos no estudiados de Huercal-Overa, actuales, y la Serranía de Ronda, fósiles) a partir del ecotipo **alonensis**.

El proceso evolutivo que da origen al ecotipo **gualtierianus**, sería un proceso de desviación (Fig. 11), expresando los resultados previstos en la ley de von BAER, esto es, en palabras de GOULD (1977): "identidad embrionaria y posterior divergencia entre las ontogenias del ancestral y el descendiente". Aunque este proceso es frecuente y se ha dado como normal en un gran número de esquemas filogenéticos, es infrecuente ligado a procesos iterativos, en los que la pedomorfosis parece ser el predominante (GOULD, 1977).

Nuestro modelo se separa, del conocido ejemplo de pedomorfosis iterativa descrito por GOULD, no solo en lo dicho anteriormente, sino también, en nuestra forma carenada, ecotipo **gualtierianus**, se encuentra en sustratos más calizos que las formas globosas, ecotipo **alonensis**, justamente al contrario de lo que ocurre en **Poecilozonites zonatus bermudensis**.

Finalmente, hay que poner de manifiesto que existe dentro del proceso de desviación una cierta discronía en la aparición de los caracteres del ecotipo **gualtierianus**, ya que la desviación hacia la ornamentación más fuerte se produce en el segundo estadio, mientras que la desviación en la forma de la concha no tiene lugar hasta el tercer estadio; incluso dentro de las características ornamentales, el caracter carenado se desarrolla antes de la estriación.

Por otra parte hay que señalar que la desviación se produce de forma saltacional tal y como se desprende de la comparación de los valores teóricos y experimentales del estudio de las muestras de los ecotipos **gualtierianus** y **alonensis**, desviación que se mantiene y amplia en el curso de la ontogenia.

REFERENCIAS

ALONSO, M.R.; LOPEZ-ALCANTARA, A.; RIVAS, P. e IBAÑEZ, M. 1983. A biogeographical study of **Iberus gualtierianus** (L.) (Pulmonata: Helicidae). 8 International Malacological Congress. Budapest. (en prensa).

BARTOLOME, J.F.M. 1982. Comments on some mediterranean rockdwelling helicids. **J. Conch.**, 31: 1-6.

COBOS, A. 1979. Sobre algun **Iberus** Montfort de la provincia de Almeria (Gasteop. Pulmon.). **Bol.Soc.Hist.Nat. Baleares**, 23: 35-46.

GARCIA SAN NICOLAS, E. 1957. Sobre la biología, la anatomía y la sistemática del género **Iberus** Montfort 1810. **Bol.Real Soc.Esp.Hist.Nat.(Biol.)**, 55: 199-390.

GOULD, S.J. 1969. An evolutionary microcosm: Pleistocene and Recent history of the land snail **P. (Poecilozonites)** in Bermuda. **Bull.Mus.Comp.Zool.**, 138: 407-532.

GOULD, S.L. 1977. Ontogeny and Phylogeny: 501pp. Helknap Harvard Cambridge Massachussets. London.

LOPEZ-ALCANTARA, A.; RIVAS, P.; ALONSO, M.T. e IBAÑEZ, M. 1983. Variabilidad conquiologica de **Iberus gualtierianus**. IV Congreso Nacional de Malacología. Gijon, 1982. **Iberus** (en prensa).

ORUETA, D. 1917. Estudio geológico y petrográfico de la Serranía de Ronda. **Mem.Inst.Geol.Min. de España**. Imprenta de Juan Palacios. Madrid, 571pp.

RENZI, M. y MARTINELL, J. 1979. Algunos aspectos de la problemática de la especie paleontológica. Aplicación al caso de la diferenciación biométrica de **Nassarius semistriatus** (Brocchi, 1814) y **N. elatus** (Gould, 1845). **Stud.Geol.**, T.XV, 7-36.

Haliotis, 13, 1983
p. 155 à 161.

REPARTITION EN FRANCE D' H E L I C E L L A I T A L A (LINNE,1758)

GASTEROPODE PULMONE TERRESTRE

par Guy REAL* et Anne-Marie REAL-TESTUD**

* Institut Universitaire de Biologie Marine de Bordeaux I.
2 rue du Professeur Jolyet. 33120 Arcachon.

** Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie
Muséum National d'Histoire Naturelle. 55 rue de Buffon. 75005 Paris.

GEOGRAPHICAL DISPERSION IN FRANCE OF THE SPECIES HELICELLA ITALA (LINNE,1758) TERRESTRIAL PULMONATA GASTROPOD.

Some data on the geographical dispersion in France and on the biology of Helicella itala (Linné,1758) are studied in this note.

REFERENCES ICONOGRAPHIQUES, DIAGNOSES ET SYNONYMIE:

Helix itala LINNE, 1758: p. 772 (Description).
Helix ericetorum MULLER, 1774: p. 33 (Description).
Helicella ericetorum (Müller,1774), TAYLOR, 1921: p. 114 (Monographie).
Helicella (Helicella) ericetorum (Müller,1774), GERMAIN, 1929: p.326 à 333 et 335 (Description).
Helicella (Helicella) ericetorum (Müller,1774), GERMAIN, 1930: p.286 (Description), fig. 219 (Portion antérieure de l'appareil génital montrant la position symétrique des sacs du dard), pl. V fig. 125 et 126 (Coquille).
Helicella (Helicella) ericetorum Müller, MERMOD, 1930: p. 190-194 (Description, habitat et biologie), fig. 55 (Radule).
Helicella (Helicella) ericetorum Müller, SACCHI, 1954: p.539.
Helicella ericetorum (Müller,1774), ADAM, 1960: p.295 et 296 (Description), fig. 105A (Appareil génital) et fig. 112(Coquille).
Helicella ericetorum Müller, BONAVITA, 1965: p. 2, 3, 5, 6 et 57.
Helicella (Helicella) itala (Linnaeus,1758), GITTENBERGER, BACKHUYS et RIPKEN, 1970: p. 98 (Description), fig. 155 et 157 et carte 315.
Helicella ericetorum Müller, ALZONA, 1971: p. 171 (références iconographiques).
Helicella itala (Linné,1758), KERNEY et CAMERON, 1979: p. 179 (Description) et pl. XVI, fig. 5a-e (Coquille) et carte 215 (Distribution en Europe nord-occidentale).
Helicella (Helicella) itala (Linné,1758), KERNEY, CAMERON et JUNGBLUTH, 1983: p.248 et 249 (Description) et pl. XVI, fig. 5a-e (Coquille) et carte 286.

La coquille d'*Helicella itala* est solide, luisante, blanche ou beige; elle est le plus souvent ornée de bandes brunes en nombre variable (Fig. 1 a-b-c), typiquement, au dernier tour, il y a une bande supracarénale assez large et trois à quatre bandes étroites infracarénales entourant l'ombilic; quelquefois elle est unicolore (Fig. 1 d-e-f). La coquille est fortement aplatie, deux fois plus large que haute. Le nombre de tours varie de cinq à sept. Les sutures sont marquées mais peu profondes. L'ombilic est très large, il mesure à peu près le tiers du diamètre total et il laisse voir tout l'enroulement interne de la spire. Les stries longitudinales sont fines et très obliques. Le diamètre maximum est de 20 millimètres environ et la hauteur est de 10 millimètres environ. Il existe une variété *gigantea* correspondant à des exemplaires de grande taille (jusqu'à 25 millimètres de diamètre maximum pour une hauteur de 15 millimètres) que nous avons trouvé dans le Gers près de Vic-Fezensac. GERMAIN signale qu'*Helicella nubigena* de Charpentier est une variété, de petite taille, d'*Helicella itala*.

Helicella itala est une espèce xérothermique habitant le bord des chemins, les talus, les landes sèches, dans des stations chaudes, arides, rocailleuses. On la trouve très souvent sur le calcaire mais aussi sur des terrains sableux ou argileux. L'Eté, *Helicella itala* estive fixée sur les plantes herbacées par son épiphragme séché. L'Hiver on peut la trouver à l'abri entre les racines des plantes. L'épiphragme d'Hiver est plus épais et plus opaque que celui d'Eté.

La période de ponte pour *Helicella itala* se situe entre Juillet et Novembre. Le nombre d'oeufs pondus est d'environ une quarantaine; ils ont un diamètre de 1,5 millimètre, ils sont sphériques et blanc opaque. Les jeunes éclosent au bout de trois semaines et sont adultes vers le milieu de la seconde année. Ils meurent au cours de leur seconde hibernation.

Helicella itala est l'un des hôtes intermédiaires du Trématode parasite *Dicrocoelium lanceolatum* (= *dendriticum*) agent de la Petite Douve du foie qui se rencontre fréquemment chez les Ovins et les Bovins et qui est plus rare chez l'Homme.

REPARTITION GEOGRAPHIQUE:

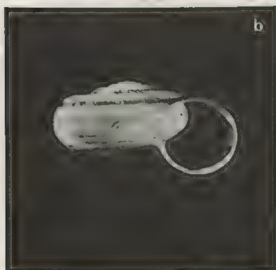
La carte de répartition en France d'*Helicella itala* a été établie d'après les collections du Muséum: collection GERMAIN, LOCARD et STAADT, ainsi que d'après les récoltes d'H.CHEVALLIER et G. et A.-M. REAL, et les provenances fournies par la littérature.

En ce qui concerne sa répartition en altitude elle peut se trouver jusqu'à 2.000 mètres dans les Alpes et les Pyrénées.

Helicella itala vit aussi dans les Iles Britanniques, en Belgique, en Hollande, en Allemagne, en Suisse, en Italie, en Espagne, en Scandinavie, en Russie, en Afrique du Nord; elle a été introduite en Australie et en Nouvelle-Zélande.









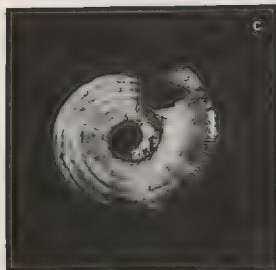




Fig. 1. Coquille d'Helicella itala (Linné, 1758).

a-b-c- Exemplaire avec bandes brunes: vue de dessus, de profil et de dessous. Diamètre maximum: 19,2 mm. Hauteur: 11 mm.

d-e-f- Exemplaire unicolore: vue de dessus, de profil et de dessous. Diamètre maximum: 19,2 mm. Hauteur: 11,4 mm.

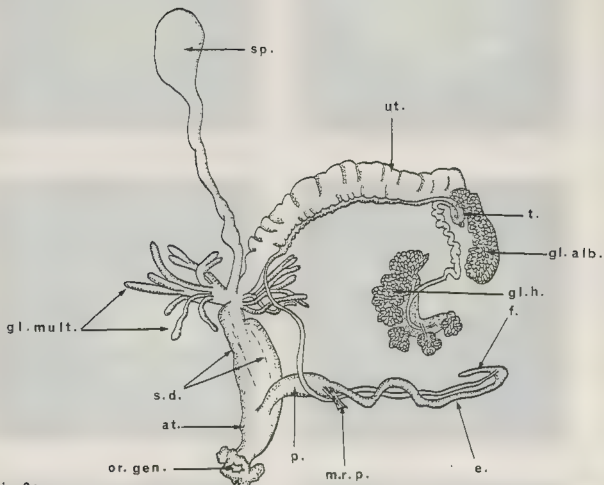


Fig.2:

or. gén.: orifice génital
at.: atrium
e.: epiphallus
f.: flagellum
gl. alb.: glande de l'albumine
gl. mult.: glandes multifides
gl. h.: glande hermaphrodite
p.: pénis
m.r.p.: muscle rétracteur du pénis
sp.: spermathèque
s.d.: sacs du dard
t.: talon
ut.: utérus
va.: vagin

Fig. 2. Vue générale de l'appareil génital d'Helicella itala (Linné,1758) récolteur H.CHEVALLIER, Ermenonville, le 15-IX-1968.

Fig. 3. Détails de la région des sacs du dard:
a- Vagin coupé, pénis intact; récolteur A.-M.TESTUD, Nissoulogres (Lozère), le 21-VIII-1970.
b- Vagin coupé, orifices des sacs du dard; récolteur A.-M.TESTUD, Nissoulogres (Lozère), le 21-VIII-1970.
c- Vagin coupé et ouvert, Ermenonville (Oise); récolteur H.CHEVALLIER, le 15-IX-1968.
d- Pénis coupé et non ouvert; récolteur H.CHEVALLIER, Ermenonville (Oise), le 15-IX-1968.

f.
s.d.
m.r.p.
s.d.
p.
v a.
va.

Fig. 3

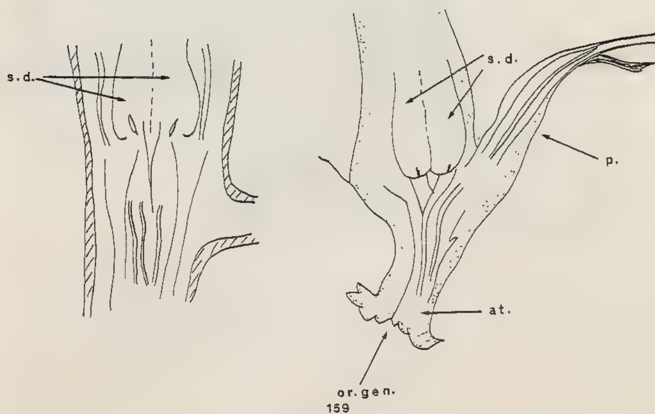




Fig. 4. Carte de répartition en France d'<u>Helicella itala</u> (Linné, 1758)

ADAM, W., 1960 - Faune de Belgique. Mollusques terrestres et dulcicoles: 402 p., pl. A à D, fig. 1 à 163.

ALZONA, C., 1971 - Malacofauna italica: 433 p.

BONAVITA, A., 1965 - Révision et étude écologique des Helicellinés (Gastéropodes Pulmonés) de Provence. Univ. Aix-Marseille, Fac. Sciences Marseille: 113 p., 43 fig.

CAMERON, M.P. et KERNEY, R.A.D., 1979 - Land Snails of Britain and North-West Europe: 288 p., 24 pl. et 276 cartes.

CAMERON, M.P., KERNEY, R.A.D. et JUNGBLUTH,J.H. , 1983 - Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas: 384 p., 24 pl. et 368 cartes.

CHEVALLIER, H., LECOMTE, V., LUCAS, A. et REAL, G., 1973- Cartographie des Mollusques continentaux actuels de la France, Haliotis, vol. III: 195-198.

GERMAIN, L., 1929 - Les Helicidés de la faune française. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 13: 484 p., 16 pl.

GERMAIN, L., 1930 - Faune de France, Mollusques terrestres et fluviatiles, Paris: 477 p., 13 pl., 470 fig.

GITTENBERGER, E., BACKHUYS, W. et RIPKEN, E.J., 1970 - De Landslakken van Nederland: 177 p., 192 fig. et 87 cartes.

HESSE, P., 1926 - Beiträge zur genaueren Kenntnis der Subfamilie Helicellinae. Archiv. für Molluskenkunde: 113-141.

MERMOD, G., 1930 - Catalogue des Invertébrés de la Suisse. Fasc. 18, Gastéropodes: 583 p. et 87 fig.

TAYLOR, J.W., 1921 - Monograph of British Land and Freshwater Mollusca: 114-137.

Haliotis, 13, 1983
p. 163 à 168.

REPARTITION EN FRANCE DE C E R N U E L L A V I R G A T A (DA COSTA,1778)

GASTEROPODE PULMONE TERRESTRE

par

Guy REAL* et Anne-Marie REAL-TESTUD**

* Institut Universitaire de Biologie Marine de Bordeaux I
2 rue du Professeur Jolyet. 33120 Arcachon.

** Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie
Muséum National d'Histoire Naturelle. 55 rue de Buffon. 75005 Paris.

GEOGRAPHICAL DISPERSION IN FRANCE OF THE SPECIES CERNUELLA VIRGATA (DA COSTA,1778) TERRESTRIAL PULMONATE GASTROPOD.
Some data on the geographical dispersion in France and on the biology of Cernuella virgata (da Costa,1778) are studied in this note.

REFERENCES ICONOGRAPHIQUES, DIAGNOSES ET SYNONYMIE:

Helix virgata DA COSTA, 1778: p. 79 (Description), pl.IV fig.7 (Coquille).
Helix variabilis DRAPARNAUD, 1801: p. 73 (Description).
Helix variabilis DRAPARNAUD, 1805: p. 84 (Description), pl.V fig. 11 à 13 (Coquille).
Xerophila virgata (da Costa), TAYLOR, 1921: p. 143 à 160 (Description et biologie), fig. 219 à 248 (Coquille).
Helicella (Cernuella) variabilis Draparnaud, GERMAIN, 1929: p. 369-374 (Description et biologie).
Helicella (Cernuella) variabilis Draparnaud, GERMAIN, 1930: p. 303-304 (Description et biologie), fig. 232 (Appareil génital), pl. VI fig.182-185 (Coquille).
Helicella (Cernuella) virgata da Costa, SACCHI, 1954: p. 534, 538, 541, 543, 545, 547, 548, 550 et 554.
Helicella virgata (da Costa), ADAM, 1960: p. 291 et 292 (Description), fig. 109A, 109B et 109a (Coquille).
Cernuella (Cernuella) virgata (da Costa,1778), GITTENBERGER, BACKHUYS et RIPKEN, 1970: p. 97 (Description), fig. 160 et 164, carte 314.
Cernuella virgata da Costa, ALZONA, 1971: p. 159 et 160 (références iconographiques).
Cernuella (Cernuella) virgata (da Costa,1778), CLERX et GITTENBERGER, 1977: p. 30 à 36, 38 à 42et 44 et 45, fig. 32 à 39 (Coquille), fig. 50, 52 à 54 (graphiques) et fig. 69 à 94 (Dessins de l'appareil génital).
Cernuella virgata (da Costa), KERNEY et CAMERON, 1979: p. 177 et 178 (Description), pl. XVI fig. 1a-f (Coquille), carte 212 (Distribution en Europe nord-occidentale).
Cernuella virgata (da Costa), KERNEY, CAMERON et JUNGBLUTH, 1983: p. 247 (Description), pl. XVI fig. 1a-f (Coquille) et carte 282.

La coquille de Cernuella virgata est subglobuleuse, solide, avec des bandes brunes plus ou moins nombreuses,continues ou interrompues, ou même réduites à des taches ou des points (Fig. 1 a-b-c); quelquefois elle est unicolore de couleur blanche ou beige (Fig. 1 d-e-f). Le nombre de tours varie de cinq à sept. L'ombilic est petit et partiellement recouvert. Les stries longitudinales sont obliques et très fines.

La radule est formée de dents petites, régulières et nombreuses (Fig. 2 a-b); la mâchoire se compose de sept côtes finement striées (Fig. 2 c-d).

Diamètre maximum: 20 millimètres environ. Hauteur: 15 millimètres environ.

Cernuella virgata est une espèce très xérothermique, qui vit dans des stations bien ensoleillées, sur des plantes sèches (en particulier des Chardons ou des Ombellifères). L'Eté elle forme des grappes sur les tiges des plantes herbacées et l'Hiver elle se met à l'abri sous les pierres et entre les racines. L'épiphragme d'Hiver est plus épais et plus opaque que celui d'Eté.

La période de ponte pour Cernuella virgata se situe entre Septembre et Novembre. Les oeufs sont au nombre de 30 à 60; ils ont un diamètre de 1,5 millimètre et sont blanc opaque. Les oeufs éclosent au bout de trois semaines et les jeunes sont adultes à partir du milieu de la seconde année, ils se reproduisent et meurent au cours de l'Hiver suivant.

Cernuella virgata est l'un des hôtes intermédiaires du Trématode parasite Dicrocoelium lanceolatum (= dendriticum) agent de la Petite Douve du foie qui se rencontre fréquemment chez les Ovins et les Bovins et qui est plus rare chez l'Homme.

REPARTITION GEOGRAPHIQUE:

La carte de répartition en France de Cernuella virgata a été établie d'après les collections du Muséum: collection GERMAIN, LOCARD et STAADT, ainsi que d'après les récoltes d'H.CHEVALLIER et G. et A.-M. REAL, et les provenances fournies par la littérature.

En ce qui concerne sa répartition en altitude elle ne dépasse que rarement 500 mètres.

Cernuella virgata vit aussi dans les Iles Britanniques, en Hollande, en Belgique, en Allemagne, en Suisse, en Italie, en Espagne, en Grèce et en Afrique du Nord. Elle a été introduite en Australie.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES:

ADAM, W., 1960 - Faune de Belgique. Mollusques terrestres et dulcicoles: 402 p., pl. A à D, fig. 1 à 163.

ALZONA, C., 1971 - Malacofauna italica: 433 p.

BONAVITA, A., 1965 - Révision et étude écologique des Helicellinés (Gastéropodes Pulmonés) de Provence. Univ. Aix-Marseille, Fac. Sciences Marseille: 113 p., 43 fig.

CAMERON, M.P. et KERNEY, R.A.D., 1979 - Land Snails of Britain and North-West Europe: 288 p., 24 pl. et 276 cartes.

CAMERON, M.P., KERNEY, R.A.D. et JUNGBLUTH, J.H., 1983 - Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas: 384 p., 24 pl. et 368 cartes.

CHEVALLIER, H., LECOMTE, V., LUCAS, A. et REAL, G., 1973 - Cartographie des Mollusques continentaux actuels de la France, Haliotis, vol. III: 195-198.

CLERX, J.P.M. et GITTENBERGER, E., 1977 - Einiges über Cernuella (Pulmonata, Helicidae), Zoologische Mededelingen, vol. 52, no.4: 28-56, fig. 40 à 109.

COSTA, E.M. da, 1778 - The British Conchology: I-XII, 254 p., I-VII, 17 pl.

DRAPARNAUD, J.P.R., 1801 (an IX) - Tableau des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France: 116 p.

DRAPARNAUD, J.P.R., 1805 - Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France: I-VIII, 134 p., 12 pl.

GERMAIN, L., 1929 - Les Helicidés de la faune française. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon, 13: 484 p., 16 pl.

GERMAIN, L., 1930 - Faune de France, Mollusques terrestres et fluviatiles, Paris: 477 p., 13 pl., 470 fig.

GITTENBERGER, E., BACKHUYS, W. et RIPKEN, E.J., 1970 - De Landslakken van Nederland: 177 p., 192 fig. et 87 cartes.

SACCHI, C.F., 1954 - Relations entre les groupements malacologiques terrestres et les conditions biogéographiques et biohistoriques des étangs roussillonnais, Vie et Milieu, Tome V, fasc. 4: 530-564.

TAYLOR, J.W., 1921 - Monograph of British Land and Freshwater Mollusca: 143-160.



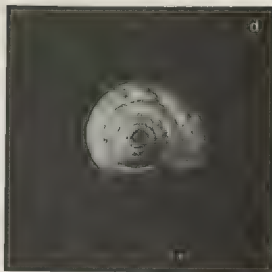










Fig. 1. Coquille de Cernuella virgata (da Costa, 1778).

a-b-c- Exemplaire avec bandes brunes: vue de dessus, de profil et de dessous. Diamètre maximum: 14,2 mm. Hauteur: 11,2 mm.

d-e-f- Exemplaire unicolore: vue de dessus, de profil et de dessous. Diamètre maximum: 15 mm. Hauteur: 12,2 mm.

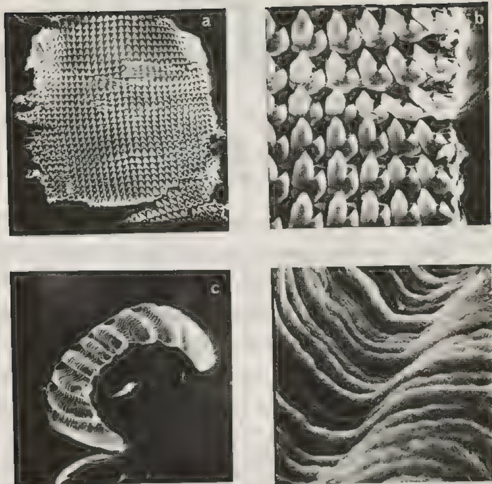


Fig. 2. a- Radule de Cernuella virgata (da Costa, 1778): vue générale.

b- Détail de la radule.

c- Vue générale de la mâchoire.

d- Détail de la mâchoire.

CERNUELLA VIRGATA

(da Costa, 1778)

○ avant 1950

● après 1950

Fig. 3. Carte de répartition en France de <u>Cernuella virgata</u> (da Costa, 1778)

COMITE DE LECTURE DE LA REVUE "HALIOTIS"

La S.F.M. remercie les personnes qui ont accepté de faire partie du Comité de lecture pour le volume 13 de Haliotis

ANDRE J. Laboratoire de Zoogéographie. Université Paul Valéry. B.P. 5043, 34032 Montpellier Cedex.

BARNABE G. Université des Sciences et Techniques du Languedoc - Station de Biologie marine et Lagunaire - Service aquaculture - Quai de la dorade - 34200 SETE.

BOUCHET P. - Muséum National d'Histoire Naturelle. Laboratoire de Malacologie et Invertébrés Marins - 55, rue de Buffon - 75005 PARIS.

BOURG W. - ORSTOM - B.P. A 5 - NOUMEA CEDEX.

CUIF J.P. Laboratoire de Pétrologie sédimentaire et Paléontologie. Université Paris XI- Bât. 504 - 91405 ORSAY CEDEX.

DEWARUMEZ J.M. Station marine de Wimereux - BP 41 - 28 avenue Foch - 62930 WIMEREUX.

EUZET L. Université des Sciences et Techniques du Languedoc. Laboratoire de Parasitologie. Place Eugène Bataillon - 34060 MONTPELLIER CEDEX.

HENRY M. Faculté des Sciences et Techniques St-Jérôme - Laboratoire de Biologie Marine- 13397 MARSEILLE CEDEX 13.

HERAL M. ISTPM - Laboatoire de cultures marines. B.P. 133 - 17390 LA TREMBLADE.

LE PENNEC M. Laboratoire de Zoologie - Faculté des Sciences - 29283 BREST CEDEX.

LUBET E. Université de Caen. Directeur du Laboratoire Maritime de Luc-sur-mer. 17, rue des Terrasses - 14000 CAEN.

LUCAS A. Faculté des Sciences - Laboratoire de Zoologie. Avenue Le Gorgeu. 29200 BREST.

POINTIER J.P. Laboratoire de Biologie Marine et Malacologie. Ecole Pratique des Hautes Etudes. 55, rue de Buffon. 75005 PARIS.

POIZAT C. Faculté des Sciences et Techniques St-Jérôme. Laboratoire de Biologie Marine. 13397 MARSEILLE CEDEX 13.

RIVA A. Fondation Océanographique Ricard - Observatoire de la Mer. Ile des Embiez. Le Brusc. 83140 SIX-FOURS-LES-PLAGES.

TARDY J. Institut Universitaire de Technologie. Laboratoire de Biologie et Biochimie marines. B.P. 536 Rue de Roux. 17000 LA ROCHELLE.

VICENTE N. Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme - Laboratoire de Biologie Marine. 13397 MARSEILLE CEDEX 13.

VOVELLE J. Université de Paris VI.- Histologie et Cytologie des Invertébrés marins. 7, quai St Bernard. 75005 PARIS.